SHOUT
SHARE
IT

S.975 b

Beihefte
zum
Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben
von
Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm
in Berlin.

Band XXXII.

Erste Abteilung:
Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Mit 6 Tafeln und 110 Abbildungen im Text.

BRITISH MUSEUM
NATURAL HISTORY

1915
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Inhalt.

Seite

Werner, Zur Ökologie atypischer Samenanlagen. Mit 19 Abbildungen im Text . . . . 1—14

Iljin, Die Regulierung der Spaltöffnungen im Zusammenhang mit der Veränderung des osmotischen Druckes. Mit 8 Abbildungen im Text . . . . 15—35

Iljin, Die Probleme des vergleichenden Studiums der Pflanzentranspiration. Mit 27 Abbildungen im Text 36—65

Ivanow, Physiologische Merkmale der Pflanzen, ihre Variabilität und ihre Beziehung zur Evolutionstheorie . . . . 66—80

Velenovský, Zur Keimung der Bambuseen. Mit 1 Tafel . . . . 81—85

Kisselew, Über den Einfluß des gegen die Norm erhöhten Kohlensäuregehalts auf die Entwicklung und Transpiration der Pflanzen. Mit 2 Tafeln und 3 Abbildungen im Text . . . . 86—96

Daněk, Neue Beiträge zur Deutung des Ruscus-Phyllokladiums. Mit 3 Abbildungen im Text . . . . 97—145

Aso und Sekine, Über das Vorkommen von Nitriten in Pflanzen . . . . 146—147

Solereder, Zur Anatomie der Burseraceen-Gattung *Pachylobus*. Mit 3 Abbildungen im Text . . . 148—154

Wisselingh, Über den Nachweis des Gerbstoffes in der Pflanze und über seine physiologische Bedeutung. Mit 2 Tafeln . . . . 155—217

Heusser, Die Entwicklung der generativen Organe von *Himantoglossum hircinum* Spr (= *Loroglossum hircinum* Rich.). Mit 29 Abbildungen im Text . . 218—277

Mayr, Hydropoten an Wasser- und Sumpfpflanzen. Mit 13 Abbildungen im Text . . . . 278—371

Rohrer, Experimentelle Untersuchungen über die Entwickelung hypertropher und verzwergter Primärblätter und Kotyledonen . . . . 373—430

Lechner, Anatomische Untersuchungen über die Gattungen *Actinidia, Saurauia, Clethra* und *Clematoclethra* mit besonderer Berücksichtigung ihrer Stellung im System . . . . 431—467

Potonié, Über die Diathermie einiger Carbon-„Farne“. Mit 1 Tafel und 5 Abbildungen im Text . . . 468—475

28 JUL. 1914

Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm
in Berlin.

Band XXXII.

Erste Abteilung:
Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 1.

1914
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Ausgegeben am 20. Juli 1914.

Inhalt.

Seite

Werner, Zur Ökologie atypischer Samenanlagen. Mit 19 Abbildungen im Text . . . . 1—14

Iljin, Die Regulierung der Spaltöffnungen im Zusammenhang mit der Veränderung des osmotischen Druckes. Mit 8 Abbildungen im Text . . . . 15—35

Iljin, Die Probleme des vergleichenden Studiums der Pflanzentranspiration. Mit 27 Abbildungen im Text 36—65

Ivanow, Physiologische Merkmale der Pflanzen, ihre Variabilität und ihre Beziehung zur Evolutionstheorie . . . . 66—80

Velenovský, Zur Keimung der Bambuseen. Mit 1 Tafel . . . . 81—85

Kisselew, Über den Einfluß des gegen die Norm erhöhten Kohlensäuregehalts auf die Entwicklung und Transpiration der Pflanzen. Mit 2 Tafeln und 3 Abbildungen im Text . . . . 86—96

Daněk, Neue Beiträge zur Deutung des Ruscus-Phyllokladiums. Mit 3 Abbildungen im Text . . . . 97—145

Aso und Sekine, Über das Vorkommen von Nitriten in Pflanzen . . . . 146—147

Solereder, Zur Anatomie der Burseraceen-Gattung *Pachylobus*. Mit 3 Abbildungen im Text . . . 148—154

Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte. Preis des Bandes **M. 16.—.**

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Geh. Regierungsrat Professor Dr. O. Uhlworm, Berlin W., Hohenzollerndamm 4, mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt“ erbeten.

Zur Ökologie atypischer Samenanlagen.

Von

Elisabeth Werner.

Mit 19 Abildungen im Text.

Von zahlreichen Forschern ist aus der Morphologie der Embryosäcke der Phanerogamen gefolgert worden, daß die Antipoden eine ernährungsphysiologische Bedeutung hätten. „Es mag dahingestellt bleiben, ob es sich dabei im Einzelnen um die Verarbeitung und Umwandlung der den Embryosack ernährenden Stoffe oder unter Umständen um die Auflösung und Resorption des Nuzellus oder um eine spezielle Ausbildung und Wirkung als Haustorienzellen handelt. Auch ändert es an der ernährungsphysiologischen Bedeutung nichts, wenn, worauf Huß Wert legt, die oft enorme Größenentwicklung der Antipoden entwickelungsmechanisch durch ihre Lage oberhalb der Zuleitungsbahn des Embryosacks zu erklären ist, denn schon in den ersten Stadien der Embryoentwicklung werden auch sie aufgelöst, und ihr reicher protoplasmatischer Inhalt dient dem Embryosack als Nahrung.“ (W. Magnus.)

Es haben sich in den Veröffentlichungen der letzten Jahre die Fälle gehäuft, in denen Embryosäcke aufgefunden wurden, bei denen der Antipodenapparat entweder sehr bald nach seinem Entstehen verschwindet oder nur noch sehr reduziert gebildet wird, oder überhaupt nicht mehr entsteht. Daraus läßt sich folgern, daß die ernährungsphysiologische Bedeutung der Antipoden in diesem Falle nicht vorhanden oder doch von keiner großen Tragweite ist. Dann ist aber anzunehmen, daß auch die Ökologie dieser Samenanlagen sich mehr oder weniger von der gewohnten unterscheiden muß. Es erschien daher wünschenswert, an geeigneten Beispielen die Ökologie solcher atypischer Samenanlagen näher zu untersuchen. Ich wählte hierzu Vertreter der Onagraceen, bei denen nach Untersuchungen von Geerts und Modilewski anscheinend regelmäßig der Antipodenapparat überhaupt nicht mehr ausgebildet wird. Vorerst mußte natürlich nachgeprüft werden, ob wirklich in der ganzen Familie solche atypische Samenanlagen gebildet werden, oder ob sich auch hier, wie etwa bei den Podostemaceen, Übergänge zur gewohnten Embryosackbildung nachweisen ließen. Eingehender verfolgt wurde die Entwicklungsgeschichte von *Epilobium angustifolium,* während *Circaea Lutetiana, Fuchsia, Clarkia* und Oenotheraarten vergleichsweise herangezogen wurden.

Epilobium angustifolium.

In den jungen Samenanlagen von *Epilobium,* bei denen die Integumente eben angelegt sind, ist die Embryosackmutterzelle in der obersten Zelle der Zentralreihe direkt unter der Epidermisschicht durch ihren Plasmareichtum zu erkennen (Fig. 1). Die für sie charakteristischen Veränderungen an ihrem Kern werden aber erst deutlich, wenn sie schon zufolge einer tangentialen Teilung der Epidermisschicht tiefer in den Nuzellus hereingerückt ist (Fig. 2). Das Chromatin zieht sich in gewohnter Weise auf der einen Seite des Kernes zusammen; ein feiner Kernfaden, der vielfach in zwei Windungen nebeneinanderliegt, wird ausgebildet, und schließlich wird ein einheitlicher Kernfaden durch den ganzen Kern ausgebreitet. Auch im Plasma treten nach der Mikropyle zu die gewohnten Veränderungen auf. Wenn die Embryosackmutterzelle anfängt sich zu teilen, liegen 5—6 Zellschichten des Nuzellus über ihr, die sich später noch auf 12—14 vermehren, während unterhalb der Embryosackmutterzelle keine Teilungen mehr stattfinden, so daß nach erfolgter Teilung die unterste der Tetradenzellen direkt an die Zellen der Hypostase anstößt. — Beim ersten Teilungsschritt liegt die schlanke Kernspindel in der Längsrichtung der Embryosackmutterzelle, beim zweiten liegt die obere längs, die untere quer dazu, wie bei dem für *Fuchsia* gegebenen Bilde (Fig. 10). Nach vollendeter Teilung liegen die vier Zellen der Tetrade gleichgroß untereinander (Fig. 3). Zu dieser Zeit fängt die an der Chalaza gelegene äußerste Zellschicht der Samen-

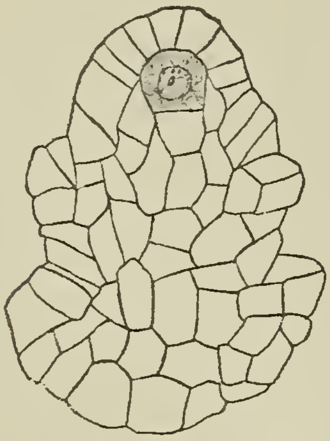


Fig. 1. *Epilobium.*
Embryosackmutterzelle.

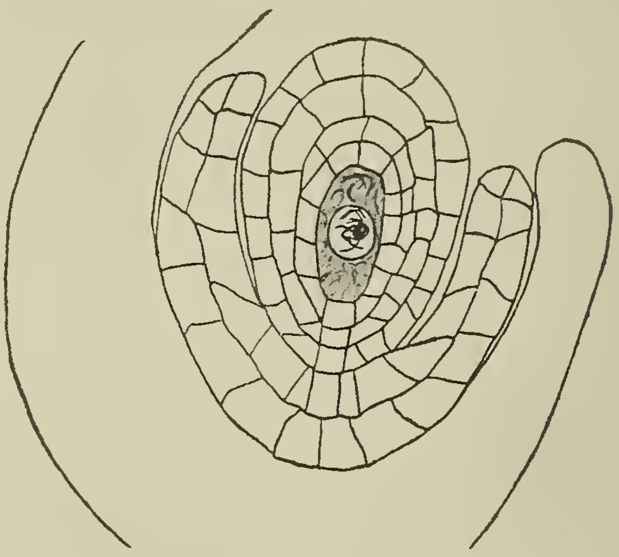


Fig. 2. *Epilobium.*
Embryosackmutterzelle.

anlage an, die Samenhaare hervorzustülpen, die späterhin die Fruchtknotenhöhlung in einem wirren Geflecht erfüllen und dadurch die Mikrotompräparation sehr erschweren.

Bald nachdem die Tetrade gebildet ist, fängt die oberste Zelle, die der Mikropyle am nächsten liegt, an, sich zu strecken und zu vergrößern, während die drei unteren ungefähr ihre Größe beibehalten (Fig. 4). Sie bekommen einen fast homogenen Inhalt, der die Farbe stark speichert. Die zwischen ihnen liegenden Zellwände werden von unten anfangend allmählich aufgelöst und der Raum zwischen den Protoplasten wird mit einem sich in Mikrotomschnitten blau färbenden Schleim ausgefüllt. In den sich stark färbenden Protoplasten werden die Kerne allmählich immer undeutlicher und sind zuletzt gar nicht mehr zu unterscheiden; auch hierbei fängt die Veränderung von unten her an. Diese Zellen bleiben bis nach der Bildung der Embryonalkugel unverändert in diesem Zustand. Wenn der Embryo schon eine ziemliche Größe erreicht hat, sind sie noch als drei stark tingierte schmale Gebilde am Chalazaende zu unterscheiden. Schon bei Beginn der Embryosackentwicklung haben die Zellen der Hypostase verdickte Wände. Die innere Haut des inneren Integuments wird früh kutinisiert. Durch das Wachstum des Embryosacks werden die ihm oben und an den Seiten zunächst liegenden Zellen des Nuzellus plattgedrückt, so daß nur noch geringe Kernreste von ihnen vorhanden sind. Vor den Teilungen im Embryosack wird eine Zellreihe, während der Teilung noch eine zweite plattgedrückt. — Nach der ersten Teilung im Embryosack liegen die beiden Kerne untereinander und bei der zweiten liegt die obere Kernspindel quer, die untere längs zum Embryosack. Da der Embryosack sich während seiner Teilung bedeutend nach oben verlängert,

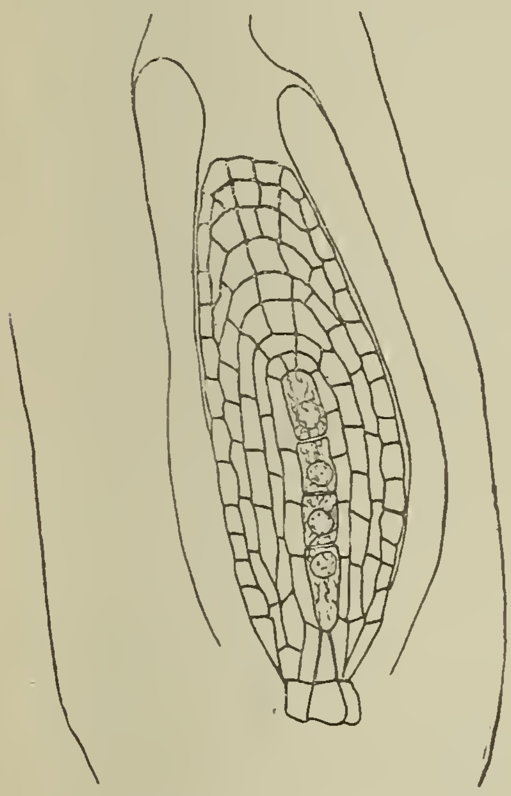


Fig. 3. *Epilobium.*
Tetradenzellen.

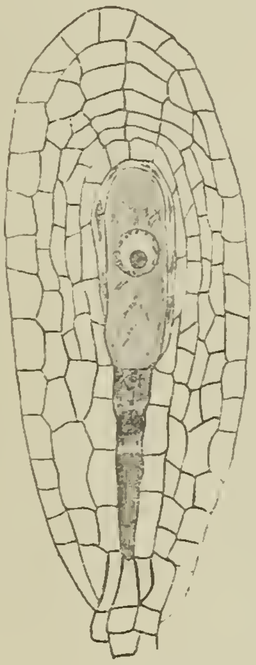


Fig. 4. *Epilobium.*
Embryosackmutterzelle.

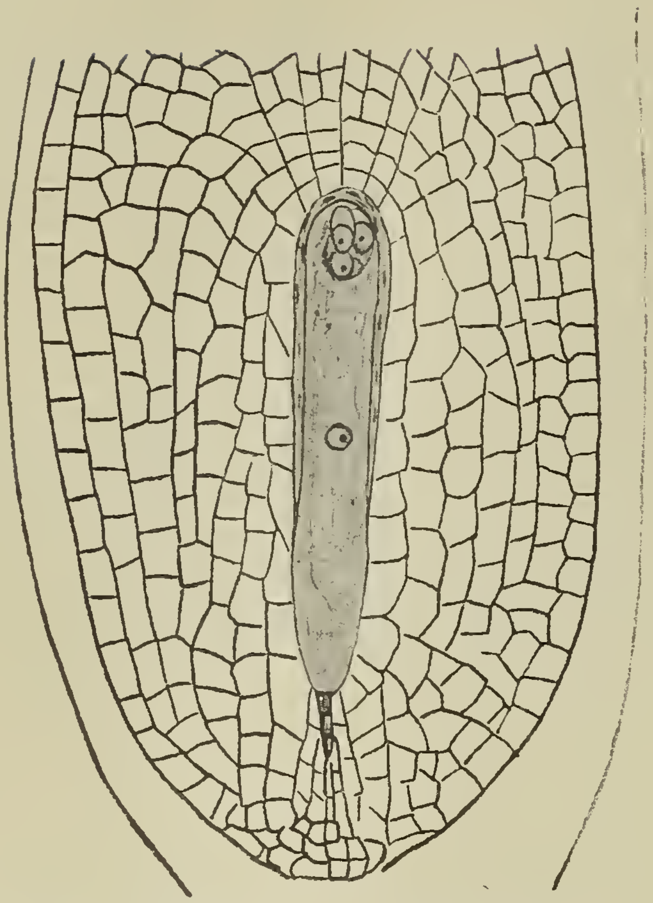


Fig. 5. *Epilobium.* Embryosack.

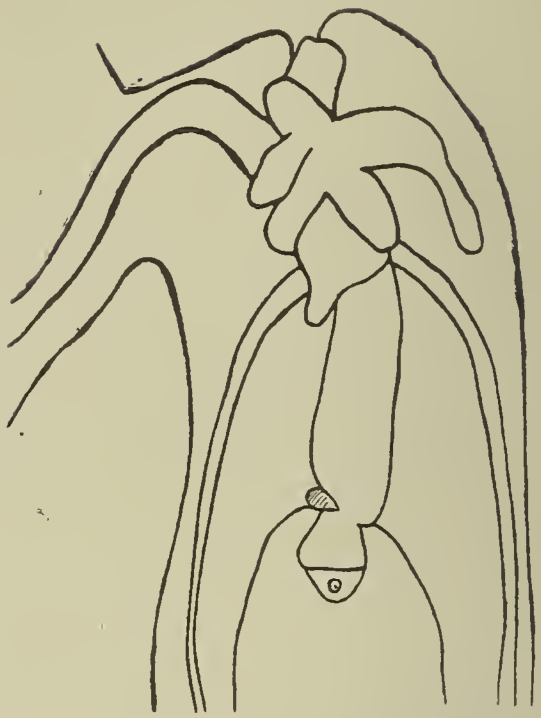


Fig. 6. *Epilobium.* Pollenschlauch.

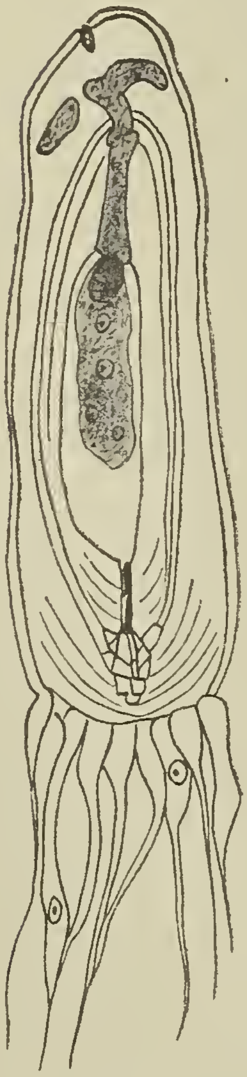


Fig. 7. *Epilobium.*
Samenanlage mit Pollenschlauch u. Embryo.

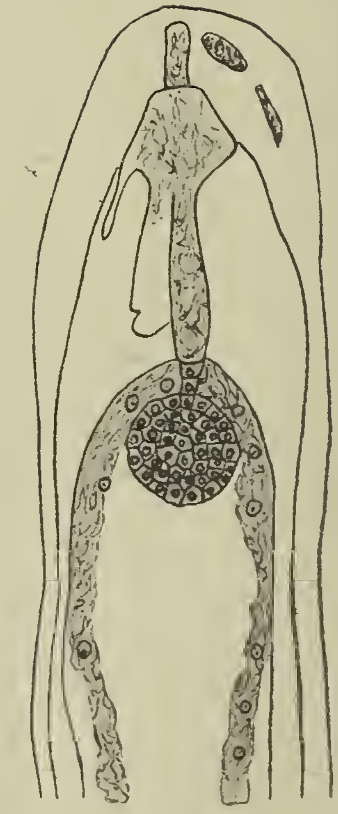


Fig. 8. *Epilobium.*
Pollenschlauch u. Embryo.

liegen alle vier Zellen in seiner oberen Hälfte, die beiden Synergiden und die Eizelle ganz oben, während der einzige Polkern etwas nach der Mitte rückt. Im unteren Teil des Embryosacks liegen gar keine Kerne (Fig. 5).

Bei der Befruchtung wächst der Pollenschlauch nicht, wie dies gewöhniich der Fall ist, direkt zur Mikropyle, sondern er wächst von der Plazenta aus quer durch den Funiculus und die Integumente zum Nuzellusscheitel und von da in die Mikropyle. Daher sieht es oft so aus, als ob der Pollenschlauch von dorther in die Samenanlage eindränge. Er verbreitert sich in der Mikropyle und entsendet Fortsätze in das äußere Integument und in den Nuzellus, während die Spitze zum Embryosack wächst (Fig. 6). Sie drängt sich zwischen die auf ihrem Wege liegenden Zellen und zerstört eine Synergide. Nach der Befruchtung entsteht der Embryo aus der befruchteten Eizelle und aus dem befruchteten Polkern geht ein spärliches Endosperm hervor. Die obere Zelle des jungen Embryo vergrößert sich, nimmt eine faßartige Gestalt an und bleibt mit dem Pollenschlauch fest in Verbindung. An beiden Seiten der obersten Embryozelle liegen die Reste der zerstörten Synergide (Fig. 7). Der Pollenschlauch mit seinen Fortsätzen ist sehr reich an Inhalt und umgibt sich in der Samenanlage mit einer derben Membran, wodurch er leicht zu sehen ist, während er sich im Leitgewebe der Narbe nicht gut verfolgen läßt. Er bleibt sehr lange mit dem Embryo in Verbindung und behält seinen reichen Inhalt, der erst abzunehmen anfängt, wenn der Embryo ziemlich groß ist (Fig. 8). An reifen Samen, die mit Chloralhydrat aufgehellt und mit etwas Hämatoxylin gefärbt waren, konnte man noch die verschiedenen Arme des Pollenschlauchs sehr gut sehen. Zwar scheint er dann nicht mehr mit dem Embryo in Verbindung zu stehen, da er sich leicht herauslöst, aber meist bleiben die ihm benachbarten bräunlich gefärbten Zellen des Nuzellus an ihm hängen.

Circaea Lutetiana.

Circaea zeichnet sich durch nur zwei Samenanlagen aus gegenüber von *Epilobium, Clarkia* und *Fuchsia,* die sehr viele in vier Fächern untereinanderliegende haben. Die zwei Samenanlagen von *Circaea* liegen nebeneinander im Fruchtknoten und ihre Integumente, und besonders der Nuzellus, sind sehr groß im Verhältnis zum Embryosack. Die Entwicklung des Embryosacks verläuft im Ganzen genau wie die des Embryosacks von *Epilobium.* Die Embryosackmutterzelle wird vor ihrer Teilung durch sekundäre Teilungen der obersten Nuzellusschicht tief in den Nuzellus verlegt. Die oberste Zelle der Tetrade wird zum Embryosack, die drei unteren verändern sich, bekommen einen dicken Inhalt, lösen ihre Zwischenwände auf und bleiben sehr deutlich in gleicher Größe erhalten, auch noch lange nach der Entwicklung des Embryo. Der Embryosack enthält vor der Befruchtung vier Zellen in gleicher Anordnung wie die von *Epilobium,* die Eizelle und zwei Synergiden ganz am oberen Ende und einen Polkern in der Mitte. Der Pollenschlauch dringt bei *Circaea* in normaler Weise durch die Mikropyle und nicht wie bei *Epilobium* durch den Funikulus und die Integumente in den Nuzellus und den Embryosack ein und zerstört bei der Befruchtung eine Synergide, deren Reste neben dem dreizelligen Embryo noch sehr deutlich zu sehen sind. Der Pollenschlauch bleibt auch hier mit dem Embryo in Verbindung, ist aber bei weitem nicht so dick und inhaltsreich wie der von *Epilobium*. Ich konnte auch keine Fortsätze an ihm erkennen, aber an ziemlich reifen Samen war er immer noch mit dem Embryo verbunden, wenn auch ziemlich inhaltsarm (Fig. 9).

Fuchsia.

Auch die Entwicklung des Embryosacks von *Fuchsia* verläuft ziemlich genau wie die des Embryosacks von *Epilobium*. Die Embryosackmutterzelle wird durch sekundäre Teilungen ziemlich tief in den Nuzellus verlegt. Auffallend ist, daß noch, ehe die Tetrade fertig gebildet ist, die Kernspindeln von Schleim umgeben sind (Fig. 10), der sich nach der Ausbildung des Embryosacks nur bei den drei unteren Tetradenzellen, dort aber viel reichlicher wie bei *Epilobium* vorfindet. Die unter diesen Zellen liegenden langen Zellen haben besonders stark verdickte Wände, und die ganze innere Zellreihe des inneren Integuments ist verquollen und mit einer kutinisierten Haut umgeben. Die oberste Tetradenzelle entwickelt sich zum Embryosack (Fig. 11), indem sich wie bei *Epilobium* vier Kerne zur Eizelle, zwei Synergiden und einem Polkern differenzieren (Fig. 12). Dann aber noch vor der Befruchtung degeneriert der Embryosack, die ganze Samenanlage schrumpft und der Fruchtknoten schwillt an und füllt sich mit einer schlei-

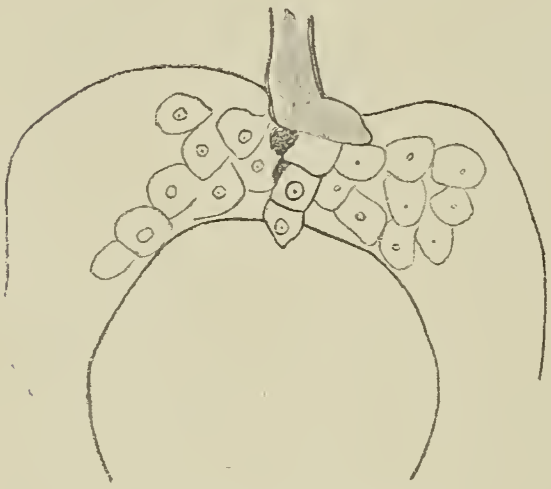


Fig. 9. *Circaea.*
Embryo u. Pollenschlauchspitze.

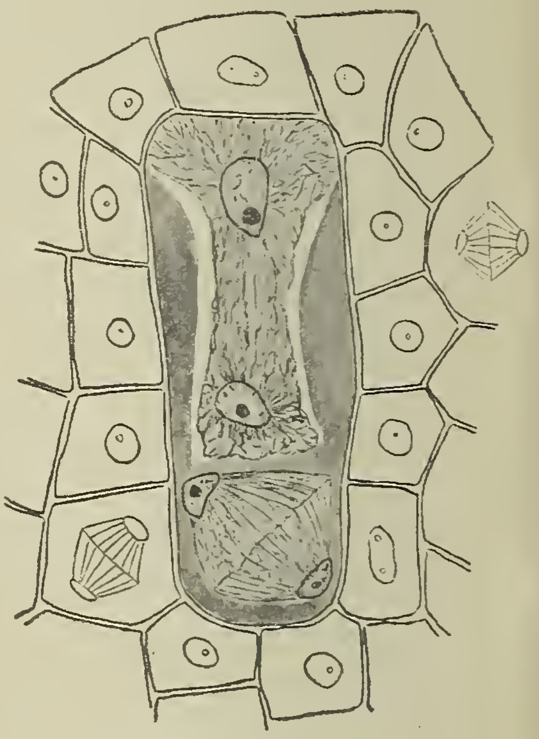


Fig. 10. *Fuchsia.*
Teilungen der Embryosackmutterzelle.

migen Masse. Es ist wohl mit Sicherheit anzunehmen, daß es sich dabei um die bekannte Degeneration bei der Bildung der Geschlechtszellen von Bastarden handelt (vgl. Tischler).

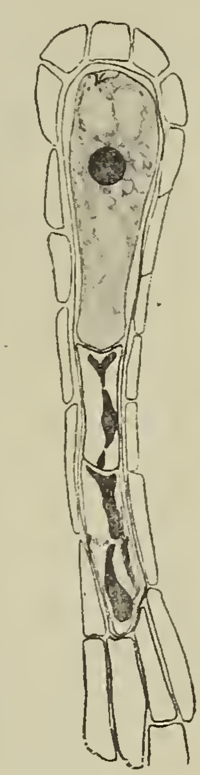


Fig. 11. *Fuchsia.* Tetradenzellen.

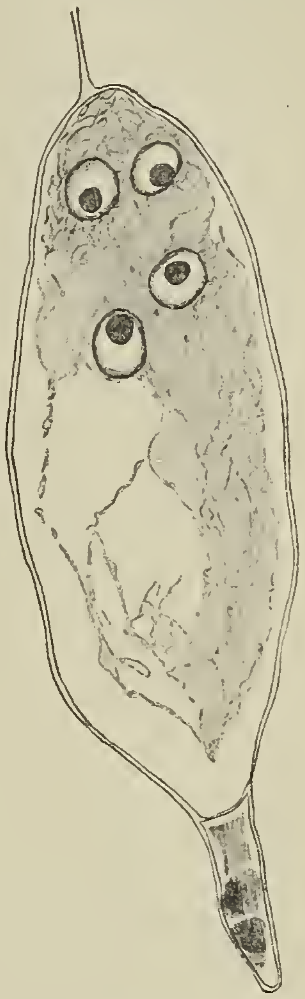


Fig. 12. *Fuchsia.* Embryosack.

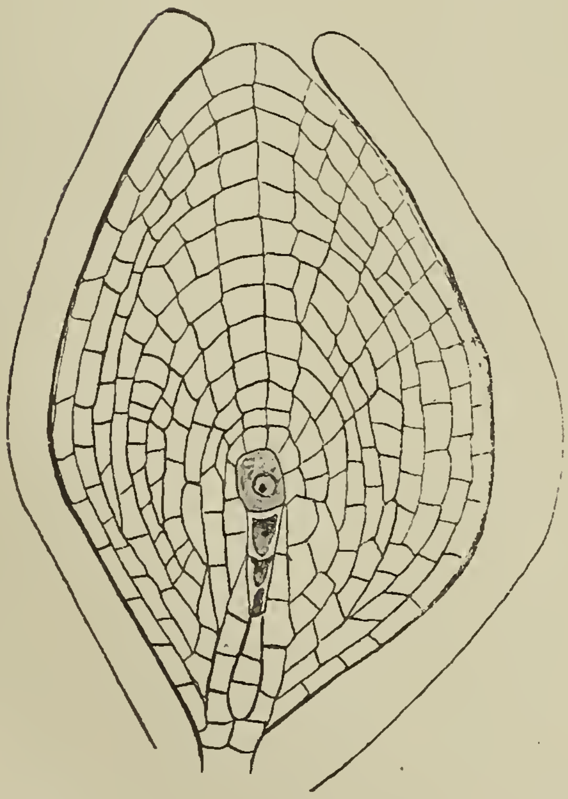


Fig. 13. *Clarkia.* Nuzellus.

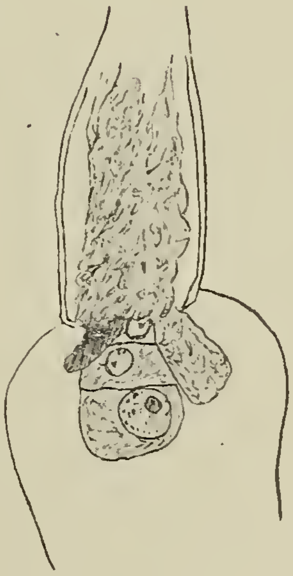


Fig. 14. *Clarkia.* Pollenschlauch u. Embryo.

Clarkia.

Die Entwicklung des Embryosacks von *Clarkia* entspricht der von *Epilobium.* Auch hier liegt der Embryosack tief an der Basis des großen Nuzellus, der von schmalen Integumenten umgeben ist. Die oberste Zelle der Tetrade wird zum Embryosack und die drei unteren Zellen werden mehr oder weniger verändert, sie lösen ihre Zwischenwände auf, die zum Teil durch Schleim ersetzt werden. Der Zellinhalt speichert stark die Farbe, während die Kerne allmählich verschwinden. Die drei veränderten Tetradenzellen stoßen direkt an die Zellen der Hypostase, die nicht nur verdickte Wände erhalten, sondern auch einen dicken, die Farben stark speichernden Inhalt bekommen. Ihr Aussehen ist dem der Tetradenzellen völlig gleich und sie sind oft schwer auseinander zu halten. Bei *Clarkia* scheinen aber die Tetradenzellen nicht so lange wie bei *Epilobium* erhalten zu bleiben, sondern der Embryosack stößt schon früher an die obersten Zellen der Hypostase. Der Pollenschlanch verhält sich ungefähr wie der von *Circaea,* er dringt durch die Mikropyle ein und schwillt ohne richtige Fortsätze zu bilden auf dem Nuzellus an. Er bleibt ziemlich lang mit dem Embryo in Verbindung (Fig. 14).

Oenothera.

Es wurden untersucht *Oenothera biennis, Oenothera Lamarkiana, Oenothera rhizocarpa, Oenothera tetraptera* und *Oenothera coccinea.* Bei allen diesen Arten wird wie bei den anderen untersuchten Onagraceen der Embryosack durch sekundäre Teilungen der obersten Nuzellusschicht tief in den Nuzellus verlegt. Diese Teilungen fangen schon an, wenn die Embryosackmutterzelle eben erst zu unterscheiden ist und die Integumente nur kleine Höcker darstellen. Besonders stark sind diese Teilungen bei *Oen. biennis* und *Lamarckiana,* die einen sehr großen Nuzellus haben, in dem der Embryosack ganz tief an der Basis liegt. Die Embryosackmutterzelle teilt sich zweimal und aus der obersten der so entstanden Tetradenzellen entwickelt sich der Embryosack, die drei unteren bleiben, wie dies auch bei den anderen Onagraceen der Fall ist, erhalten und bekommen einen dicken Inhalt, sie stoßen direkt an die Hypostase an. Die Zellen der Hypostase werden bei *Oen. biennis* und *Lamarckiana* stark verändert, sie bekommen nicht nur dicke Wände, sondern auch dicken Inhalt und haben das gleiche Aussehen wie die drei unteren Tetradenzellen. So gleichen sie den Hypostasezellen von *Clarkia.* Bei den anderen Oenotheraarten sind diese Zellen nicht so stark differenziert, am wenigsten bei *Oen. coccinea.* Der Embryosack der untersuchten Oenotheraarten wird genau so gebildet wie der von *Epilobium,* er verlängert sich nach unten und in seiner oberen Hälfte differenzieren sich vier Kerne, drei, die Synergiden und der Eikern, ganz oben, der Polkern etwas mehr nach der Mitte oder ganz am Eikern (Fig. 15). Die Synergiden sind meist sehr groß. Bei *Oen. coccinea* scheinen, wie bei *Epilobium,* einige Zellreihen des Nuzellus vom wachsenden Embryosack zerdrückt und resorbiert zu werden, bei den anderen Oenotheraarten lösen sich die inneren Zellreihen des Nuzellus unregelmäßig auf, so daß der Embryosack in eine schleimige Masse eingebettet ist, nur ganz außen haften die Zellen noch fest aneinander. Der Pollenschlauch ist bei den einzelnen Arten sehr verschieden dick. Am dicksten ist er bei *Oen. rhizocarpa*, er hat dabei einen außergewöhnlich langen Weg von der Narbe bis zu dem ganz am Boden zwischen den Blattstielen sitzenden Fruchtknoten zurückzulegen. Der Griffel mißt 12—18 cm. Der Pollenschlauch wächst in die ziemlich weite Mikropyle hinein und füllt alle Zwischenräume aus, besonders auch die, die zwischen dem inneren und äußeren Integument entstehen, er drängt sich auch noch ein Stück weit zwischen beide Integumente hinein. Oberhalb des Nuzellus schwillt er kugelförmig an und tritt dann in den Nuzellus ein, in dem er eine große Anzahl von Zellen vernichtet (Fig. 16). Bei der Befruchtung zerstört er eine Synergide; aus dem befruchteten Polkern entsteht ein spärliches Endosperm. Der Embryo bleibt noch eine Zeitlang mit dem Pollenschlauch in Verbindung. — Der Pollenschlauch von *Oen. tetraptera* verhält sich sehr ähnlich. Er ist nicht ganz so dick, aber er verbreitert sich auch in allen Zwischenräumen, ohne jedoch richtige Fortsätze zu bilden (Fig. 17). Er bleibt etwas länger mit dem Embryo in Verbindung, verliert aber bald seinen reichen Inhalt (Fig. 18). Ebenso ist es bei *Oen. Lamarckiana* (Fig. 19). *Oen. biennis* hat einen viel dünneren Pollenschlauch, der sich auch nicht in die Lücken zwischen den Integumenten schiebt. — Von *Oen. coccinea* hatte ich leider nur Material vor der Befruchtung. Die drei unteren Tetradenzellen

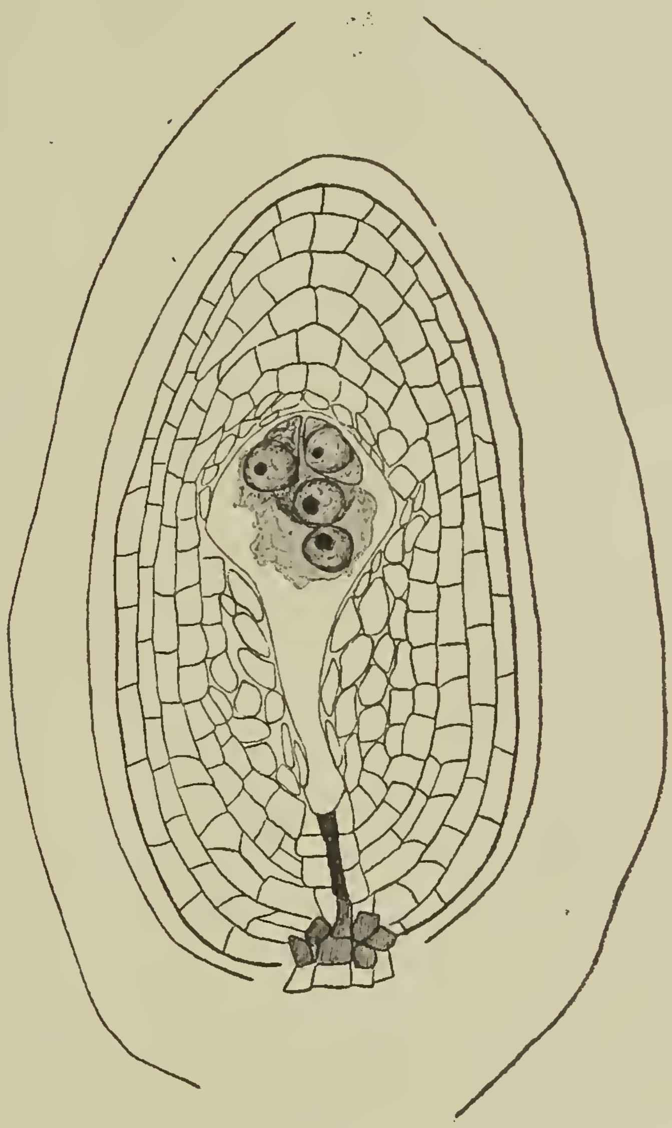


Fig. 15. *Oenothera tetraptera.* Embryosack.

bleiben noch lange nach der Embryobildung erhalten, besonders bei *Oen. tetraptera* und *rhizocarpa*. Bei *Oen. biennis* und *Lamarckiana,* bei denen die Hypostasezellen solch starke Veränderungen erfahren haben, verschwinden sie früher, und die Hypostase stößt dann direkt an den Embryosack. In allen Fällen wird die Hypostase sehr lange erhalten.

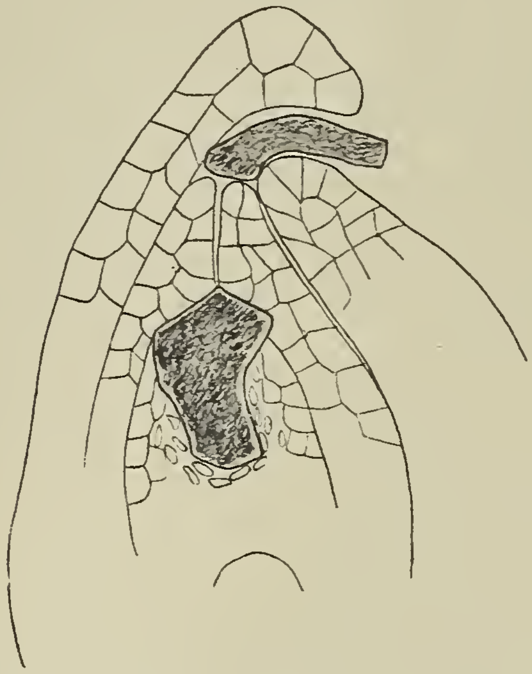


Fig. 16. *Oenothera rhizocarpa.*
Pollenschlauch im Nuzellus.

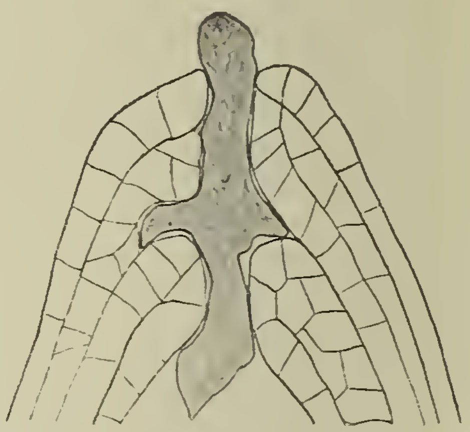


Fig. 17. *Oenothera tetraptera.*
Pollenschlauch.

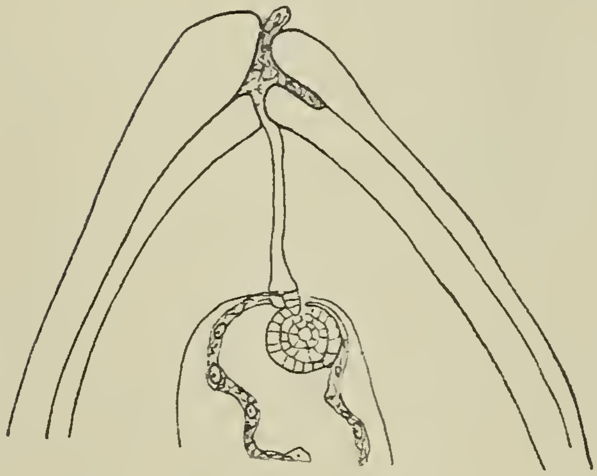


Fig. 18. *Oenothera tetraptera.*
Embryo und Pollenschlauch.

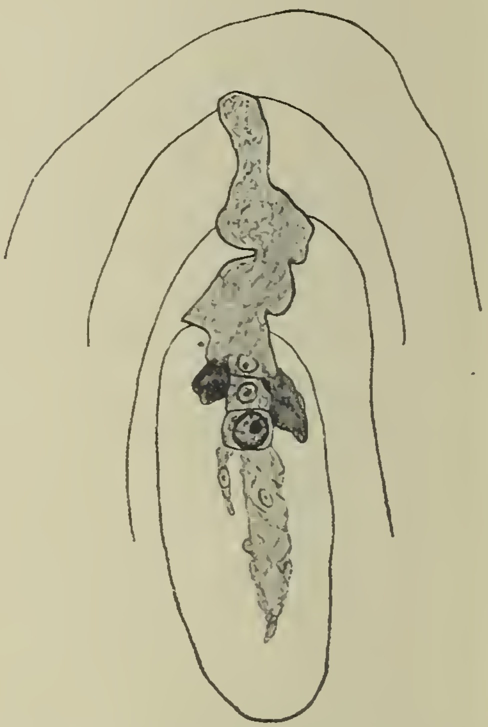


Fig. 19. *Oenothera Lamarckiana*
Pollenschlauch und Embryo.

Zusammenfassung.

In der Embryonalentwicklung gleichen sich die beschriebene Onagraceen fast genau und weichen ziemlich stark von dem normalen Typus der Angiospermen ab und zwar in drei Hauptpunkten

1. im Verhalten der Tetradenzellen;
2. in der Ausbildung des Embryosacks;
3. im Verhalten des Pollenschlauchs.

Bei den beiden ersten Eigentümlichkeiten verhalten sich die Onagraceen untereinander ganz gleich, bei der dritten aber, dem Verhalten des Pollenschlauchs, zeigen sie untereinander große Verschiedenheiten. Daher muß jede einzelne Art in diesem Punkt mit dem normalen Pollenschlauch verglichen werden, während bei der Entwicklung des Embryosacks bis zur Befruchtung die Onagraceen als Ganzes den normalen Angiospermen gegenübergestellt werden können.

1. Das Verhalten der Tetradenzellen.

Nachdem sich die Embryosackmutterzelle in einer heterotypischen und darauf folgenden homoiotypischen Teilung, bei der die Chromosomenzahl reduziert wird, in vier Makrosporen geteilt hat, entwickelt sich bei den normalen Angiospermen meistens die unterste der Tetradenzellen zum Embryosack und verdrängt die drei oberen Schwesterzellen, die bald ganz vernichtet und aufgebraucht werden. Bei den Onagraceen dagegen entwickelt sich die oberste der Tetradenzellen zum Embryosack und die drei unteren Schwesterzellen bleiben, in zwar veränderter Form, erhalten. Keinesfalls aber werden sie gleich anfangs verdrängt und aufgebraucht, wie Modilewski annimmt.

2. Die Ausbildung des Embryosacks.

Der normale Fmbryosack erhält durch drei Teilungen des primären Embryosackkerns zwei polar an der Mikropyle und an Chalaza gelegene Vierergruppen von Kernen. Aus ihnen differenzieren sich erstens der Eiapparat, bestehend aus zwei Synergiden und der Eizelle, die von der an der Mikropyle liegenden Gruppe stammen; zweitens die Antipoden aus drei Kernen der Chalazagruppe; drittens die zwischen dem Eiapparat und Antipoden liegenden Polkerne, von denen einer von der Mikropylen-, der andere von der Chalazavierergruppe stammt und die sich schon vor der Befruchtung zum sekundären Embryosackkern verschmelzen können. — Bei den Onagraceen dagegen entstehen in zwei Teilungsschritten nur vier Kerne, die dadurch, daß der Embryosack sich nach unten verlängert, alle in der oberen Hälfte des Embryosacks liegen, und zwar drei von ihnen, der Eikern und die Synergiden, ganz an der Mikropyle, und der vierte als einziger Polkern ungefähr in der Mitte. Die Antipoden und der zweite Polkern fehlen ganz.

3. Das Verhalten des Pollenschlauchs.

Der Pollenschlauch pflegt bei den normalen Angiospermen auf dem kürzesten Wege durch die Mikropyle in den Nuzellus und den Embryosack einzudringen. Er verdrängt meist eine Synergide, befruchtet den Eikern und die Polkerne oder den sekundären Embryosackkern, wenn die Vereinigung der beiden Polkerne schon stattgefunden hat. Nach der Befruchtung verschwindet er. Von den untersuchten Onagraceen weicht *Epilobium* in dem Verhalten seines Pollenschlauches am meisten von dem normalen Typus ab und zwar in zwei Punkten. 1. wächst er nicht direkt zur Mikropyle, sondern vom Funikulus aus quer durch die Integumente zum Nuzellusscheitel. Er verhält sich aporogam, d. h. er schlägt einen Mittelweg zwischen Porogamie und Chalazogamie ein, wie es von einigen anderen sehr verschiedenen Familien angehörenden Angiospermen bekannt ist *(Balanophora, Ulmus, Juglans, Alchemilla, Cucurbita)*. 2. wächst er nicht sofort zum Embryosack und verschwindet nach der Befruchtung, sondern er treibt Fortsätze sowohl in die Integumente als in den Nuzellus und bleibt fest mit dem wachsenden Embryo in Verbindung, ohne sogleich seinen reichen protoplasmatischen Inhalt zu verlieren. — Die Pollenschläuche von *Circaea, Clarkia* und *Oenothera* verhalten sich nicht ganz so außergewöhnlich wie die von *Epilobium*. Sie dringen in normaler Weise durch die Mikropyle ein, während sie alle als gemeinsame Abweichung von den normalen Angiospermen mit dem wachsenden Embryo in Verbindung bleiben. In ihrem Verhalten auf dem Wege von der Mikropyle bis zum Embryosack zeigen sie Übergänge von dem Pollenschlauch von *Epilobium* mit seinen gut ausgebildeten Fortsätzen zu *Oenothera biennis,* der gerade und unverdickt zum Embryosack wächst. *Oenothera tetraptera, rhizocarpa* und *Lamarckiana* zeigen Ansätze zu der Bildung von Armen. Sie füllen alle Lücken aus und drängen sich zwischen inneres und äußeres Integument. Der Pollenschlauch von *Clarkia* und *Circaea* schwillt nur noch auf dem Nuzellus kugelförmig an. In allen Fällen bleibt die Erhaltung des Pollenschlauches und der Zusammenhang mit dem wachsenden Embryo ein bedeutender Unterschied zwischen ihnen und dem normalen Angiospermen-Pollenschlauch. —

Es muß die Frage aufgeworfen werden, ob alle diese Abweichungen von der normalen Embryonalentwicklung mehr oder weniger zufällig sind, oder ob sie miteinander in Beziehung gesetzt werden können. Es wird am nächsten liegen, den Versuch zu machen, diese Abweichungen mit den Ernährungsverhältnissen des Embryosackes in Verbindung zu bringen. Wie schon einleitend hervorgehoben wurde, besitzen die Antipoden in dem normalen Angiospermen-Embryosack die Aufgabe, bei der Ernährung des Embryosackes mitzuwirken. Da der Embryosack der Onagraceen der Antipoden entbehrt, muß auf andere Weise für seine Ernährung gesorgt werden. Von der Seite her können Nährstoffe nur schwer eindringen, da der ganze Nuzellus von einer kutinisierten Haut umgeben ist, wie es nach den Ausführungen von W. Magnus bei den Angiospermen weit verbreitet zu sein scheint. Bei den Onagraceen bildet die innere Haut des inneren Integuments diese Embryodermis. Sie ist schon zur Zeit, in der der Embryosack ausgebildet wird, deutlich zu unterscheiden. Gegen die Chalazaseite zu ist der Embryosack von den drei stark veränderten Tetradenzellen abgeschlossen. Nach Modilewski werden sie vom Embryosack sogleich verdrängt und sterben ab und sind nur bis zur beginnenden Entwicklung des Embryos und des Endosperms sichtbar, anfangs als drei gefärbte

Flecke und schließlich als ein dünner Streifen. Er sieht sie also als tote Zellen an, die dem Embryosack auch die Nahrungszufuhr von unten absperren würden. Ich habe mich nicht davon überzeugen können, daß die drei Schwesterzellen des Embryosacks wirklich sogleich degenerieren. Sie behalten vielmehr ihre ursprüngliche Größe oder wachsen sogar noch etwas, auch verschwinden sie erst zu einer Zeit, in der der Embryo schon ziemlich herangewachsen ist. So dürften sie in ihrer Bedeutung als Vertreter der Antipoden aufzufassen sein und wenigstens zum Teil bei der Leitung der Nährstoffe mitwirken. Es mag darauf hingewiesen sein, daß auch in den Siebröhren, wie Strumpf und Němec nachgewiesen haben, die Zellkerne einer allmählichen Degeneration anheimfallen.

Die unter diesen drei Zellen liegende Zellregion, die van Tieghem Hypostase genannt hat, besteht aus langgestreckten Zellen, die deutlich verdickte Wände besitzen und wohl sicherlich bei der Zufuhr der Nährstoffe im Embryosack mitwirken. Ihre verdickten Wände schützen sie vor der Auflösung, der die anderen Zellen des Nuzellus anheimfallen, und so bilden sie eine Verbindung zwischen dem leitenden Gewebe des Funikulus und dem Embryosack. Bei den Onagraceen finden sie eine direkte Fortsetzung in den drei Schwesterzellen des Embryosacks, so daß eine ununterbrochene Leitungsbahn vom Funikulus zum Embryosack besteht. Bei *Clarkia, Oenothera biennis* und *Lamarckiana* erfahren die Zellen der Hypostase außerdem eine ähnliche Veränderung wie die Tetradenzellen. Sie haben einen dicken, sich stark färbenden Inhalt, in dem die Kerne nicht mehr erkennbar sind. Sie wachsen in diesem Zustand bedeutend. Sie sind nur schwer von den drei darüber liegenden Tetradenzellen zu unterscheiden, doch glaube ich mit Sicherheit sagen zu können, daß in diesen Fällen die Tetradenzellen früher verschwinden und in ihrer Funktion von den obersten Zellen der Hypostase ersetzt werden. Jedenfalls ist sowohl bei der einen Art der Ausbildung, wie sie bei *Epilobium, Fuchsia* und *Circaea* vorkommt, bei der nur die drei Tetradenzellen in antipodenähnliche Zellen umgewandelt werden und die Zellen der Hypostase nur verdickte Wände zeigen, als bei der anderen, wie sie *Clarkia, Oenothera biennis* und *Lamarckiana* zeigen, wo alle diese Zellen verändert sind, für eine ununterbrochene Zuleitungsbahn vom Funikulus zum Embryosack gesorgt. — Dennoch scheint durch die Tetradenzellen ein voller Ersatz der ernährungsphysiologischen Bedeutung des Antipodenapparats nicht herbeigeführt zu werden, denn auch das eigenartige Verhalten des Pollenschlauchs der Onagraceen muß mit der Aufgabe der Ernährung des Embryo in Verbindung gebracht werden. Das gleiche Verhalten des Pollenschlauchs von *Epilobium* beschreibt Longo für *Cucurbita.* Auch hier treibt er Fortsätze, die sich in den Integumenten und im Nuzellus ausbreiten, und bleibt fast bis zur Samenreife in fester Verbindung mit dem Embryo. Longo sieht diesen Pollenschlauch als ein Haustorium an. Augenscheinlich hat er auch bei *Epilobium* die gleiche Funktion. So wird der Embryo nicht nur von der Chalazaseite her, in vielleicht unzureichender Weise, sondern auch von oben durch den Pollenschlauch her ernährt, der ihm die plastischen Stoffe der Integumente zuleitet. Erst wenn der Same ziemlich ausgebildet ist, wird der Zusammenhang mit dem Embryo gelöst, was Longo für ein Schutzmittel gegen eindringendes Wasser hält. Der Pollenschlauch von *Circaea* und *Oenothera* zeigt in verschiedenen Abstufungen Ansätze zur Haustorienbildung. Bei *Oenothera rhizocarpa* und *tetraptera* schiebt er sich schon weit zwischen die Integumente vor, aber ohne richtig in sie einzudringen. Er hat aber auf seinem Wege zum Fruchtknoten viel Nährstoffe aufgenommen und bleibt eine Zeitlang mit dem wachsenden Embryo in Verbindung, während er diese plastischen Stoffe allmählich an ihn abgibt.

Auf diese Weise wird als Ersatz für die fehlenden Antipoden für eine ausgiebige und schnelle Ernährung des Embryos gesorgt, einerseits ist die Ausbildung des Embryosacks vereinfacht und andererseits erhält er Nahrung von beiden Seiten.

Herrn Professor W. Magnus, auf dessen Anregung und unter dessen Leitung die Untersuchungen entstanden sind, spreche ich hiermit meinen besten Dank aus.

Botanisches Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule
zu Berlin.

Literaturverzeichnis.

1. Karsten, G., Über die Entwicklung der weiblichen Blüten bei einigen Juglandaceen. (Flora. Bd. 90. 1902.)
2. Lotsy, J., Vorträge über Botanische Stammesgeschichte. Bd. 3.
3. Magnus, W., Die atypische Embryonalentwicklung der Podostemaceen. (Flora. N. F. H. 5. 1913.)
4. Modilewski, J., Zur Embryobildung von einigen Onagraceen. (Ber. der deutsch. bot. Ges. 1899.)
5. Němec, B., Über die Degeneration der Zellkerne. (Bull. de l'Ac. des Sc. de Bohème. 1910.)
6. Strumpf, C., Zur Histologie der Kiefer. (Anz. d. Acad. der Wiss. in Krakau. Juli 1898.)
7. Longo, Osservazioni e ricerche sulla nutrizione dell' embrione vegetale. (Annali di Botan. II. 1904.)

Die Regulierung der Spaltöffnungen im Zusammenhang mit der Veränderung des osmotischen Druckes.

Von

W. S. Iljin.

Mit 8 Abbildungen im Text.

Wie Mohl (1) im Jahre 1856 gezeigt hat, steht das Öffnen und Schließen der Spaltöffnungen in engem Zusammenhang mit dem Turgor der Zellen. Diese Abhängigkeit wurde darauf von Schwendener (1881) (2) bestätigt, wobei dieser Forscher genau studiert hat, in welcher Weise der Zustand der Spaltöffnungen von dem Innendrucke in den Schließzellen beeinflußt wird. Die Größe des Turgors hängt von zwei Faktoren ab, erstens von dem Gesamtgehalt des Wassers in der Pflanze und zweitens von der Menge der osmotisch wirksamen, im Zellsaft aufgelösten Substanzen. Wie Mohl (1) nachgewiesen hat, übt der Wassergehalt einen äußerst starken Einfluß auf den Zustand der Spaltöffnungen aus; schon die ersten Spuren des Welkens rufen das Schließen derselben hervor. Ähnliche Ergebnisse finden wir auch in den Versuchen von Leitgeb (3); sobald die Pflanzen aus der feuchten Atmosphäre des Treibhauses in ein trockenes Zimmer übertragen werden, erfolgt sogleich der Spaltenverschluß; dieselbe Wirkung üben auch der Wind, eine mehrstündige Isolation und dergleichen Faktoren aus. Die Versuche von Stahl (4) und vielen andern Forschern haben diese Schlußfolgerungen vollkommen bestätigt. Eine ebensolche wesentliche Rolle spielt auch die Menge der im Zellsaft der Schließzellen enthaltenen, osmotisch wirksamen Substanzen, denn von diesen hängt die Kraft des Turgors ab. Einen indirekten Hinweis darauf gibt das Eintreten des Spaltenverschlusses in den plasmolysierenden Lösungen (1), (2). Die Mehrzahl dieser Forscher setzt diese Erscheinung mit dem Vorhandensein von Chlorophyll und Stärke in den Schließzellen, welche imstande sind, die osmotische Kraft des Zellsaftes zu erhöhen, in Zusammenhang.

Was den Prozeß der Regulierung anlangt, so sagt Mohl (1) darüber, daß schon die geringsten Spuren des Welkens an einem

Blatte sofort das Schließen derselben hervorrufen. Auch Leitgeb (3) weist auf die außerordentliche Empfindlichkeit des Spaltöffnungsapparates hin: das Schließen kann auftreten, bevor noch das Blatt merkliche Spuren des Welkens aufweist. Einen gewissen Widerspruch finden wir in dem Versuche von Stahl (5); ein aus feuchtem und schattigem Orte übertragenes und einer intensiven Sonnenbeleuchtung ausgesetztes Blatt des *Tropaeolum* war beinahe gänzlich ausgetrocknet, ehe es imstande gewesen war, seine Spaltöffnungen zu schließen. Der Verfasser schreibt diese Erscheinung ausschließlich der einen Reiz ausübenden Wirkung des Lichtes zu. Auch Lloyd (6) konnte das Welken einer Pflanze bei weit geöffneten Spaltöffnungen beobachten und meint, daß das Schließen derselben und das Welken des Blattes zwei voneinander unabhängige Prozesse seien, daß ein Schließen der Spaltöffnungen zwecks Anpassung nicht existiere und daß es auch keinen Zusammenhang zwischen dem Wassergehalt einer Pflanze und der Öffnungsweite ihrer Spaltöffnungen gebe. In meiner Arbeit (7) über den Transpirationsverlauf bei angefeuchteten Pflanzen gelang es mir zu zeigen, daß die Spaltöffnungen gleichsam autonome Organe sind und daß die Schnelligkeit, mit der das Schließen derselben eintritt, von der von dem Blatte verdunsteten Wassermenge fast gar nicht abhängt. Im Sommer des Jahres 1912 habe ich beim vergleichenden Studium der Pflanzentranspiration mehrmals die Tatsache konstatieren können, daß bei außerordentlich raschem Welken der Pflanze das Schließen der Spaltöffnungen ungewöhnlich langsam vor sich ging. Es geschah sogar, daß die Pflanze nicht nur gänzlich verwelkt, sondern so ausgetrocknet war, daß sie leicht zu Pulver zerrieben werden konnte, während die Spaltöffnungen noch immer offen blieben. Ich will ein Beispiel anführen, in welchem *Aster villosus*, *Linum flavum* und *Centaurea orientalis* mit weit geöffneten Spaltöffnungen auf den Tisch des Laboratoriums ohne Wasserzutritt gelegt wurden. Das Welken schritt rasch fort und wurde schon nach 5—10 Minuten bemerkbar, während die Spaltöffnungen der ersteren Pflanze sich nach Verlauf von 1 Stunde 10 Minuten, die der beiden letzteren nach Verlauf von 1 Stunde 30 Minuten schlossen.

In all diesen Versuchen konnte der Faktor des Wassergehaltes im Blatte auf den Spaltenverschluß keinen Einfluß ausüben; deswegen schien es ratsam, sich dem Studium der osmotischen Eigenschaften der Schließzellen zuzuwenden.

Zur Bestimmung des osmotischen Druckes verwandte ich anfangs schwache Verdünnungen des salpertersauren Kali, die im Laboratorium gebräuchlich sind, und zwar 0,1—0,2 der Normallösungen; sie riefen gar keinen Effekt hervor, und die Spaltöffnungen wurden nicht plasmolysiert, sondern blieben sogar weit geöffnet. Die Erhöhung der Konzentration bis auf 0,2—0,4 der Norm blieb auch erfolglos. Im nächsten Versuche wurden Blattschnitte von *Aster villosus*, *Phlomis pungens*, *Centaurea orientalis*, *Senecio Doria*, *Iris pumila*, *Eryngium campestre*, *Linum flavum*, *Salvia verticillata*, *Lavathera thuringiaca*, *Hieracium echioides* und *Campanula bononiensis* in eine 1 N-Lösung von KNO_3 gelegt.

Nur bei *Linum flavum* und *Senecio Doria* fand ein Schließen der Spaltöffnungen und bei dem ersten sogar eine Plasmolyse statt, die übrigen Pflanzen dagegen behielten ihre Spaltöffnungen im geöffneten Zustand, was im Laufe einer Stunde und länger beobachtet werden konnte. Nur mit Hilfe einer 2 N-Lösung des Salpeters gelang es bei *Centaurea orientalis* die Plasmolyse der Spaltöffnungen und deren Schließen hervorzurufen.

Anders verhielten sich die Zellen der Epidermis und des Blattparenchyms: die Plasmolyse trat schon bei der 0.5 N-Lösung ein.

In den darauffolgenden Versuchen wurden zur Bestimmung des osmotischen Druckes verschiedene Konzentrationen des Salpeters, von 2—3 N und darunter, angewandt.

In den nachstehenden Tabellen sind gleichzeitig mit den Angaben der Normallösungen die nach der von Arrenius verbesserten Vant'Hoffschen Formel (SV = RTi) berechneten Werte des osmotischen Druckes gegeben. Bei hohen Konzentrationen angewandt, geben derartige Berechnungen natürlich nur solche Daten, die auf absolute Genauigkeit keinen Anspruch erheben, jedoch zur Charakteristik der zu studierenden Erscheinung bedeutend beitragen können.

Am 28. Juni, 9 Uhr vorm. — Blattschnitte von *Eryngium campestre*, *Phlomis pungens*, *Iris pumila* und *Centaurea orientalis* wurden in Lösungen von 0.25; 0.30; 0.375; 0.45; 0.5; 1.2; 1.4; 1.6; 1.8 und 2.0 der Normallösung gelegt. Die Untersuchungen ergaben folgendes Resultat: In den Epidermiszellen der *Iris pumila* wurde die Phasmolyse von der Lösung 0.30 N, bei *Eryngium campestre* — von 0.45 N, *Centaurea orientalis* — von 0.375 N, bei *Linum flavum* — von 0.45 N an beobachtet. Was die Schließzellen der Spaltöffnungen anlangt, so wurde in ihnen eine partielle Plasmolyse nur bei *Iris pumila* und *Centaurea orientalis* in der 2 N-Lösung beobachtet; die Spaltöffnungen der übrigen Pflanzen zeigten nicht nur keine Plasmolyse, sondern blieben nicht selten geöffnet.

Am 29. Juni, 10 Uhr vorm. — Blattschnitte von *Eryngium campestre*, *Centaurea orientalis* und *Iris pumila* wurden in 1.50; 1.75; 2.00; 2.25; 2.50; 2.75 und 3.00 der Normallösung des Salpeters hineingebracht. Die ersten Stadien der Plasmolyse wurden in den Schließzellen der Spaltöffnungen bei *Eryngium campestre* in der 2.50 N, bei *Iris pumila* in der 2.00 N, bei *Centaurea orientalis* in der 2.50 N-Lösung beobachtet, folglich betrug der osmotische Druck der ersten und letzten Pflanze — 90 Atmosphären, der *Iris pumila* — 72.

Darauf wurden an einer Reihe von Pflanzen Untersuchungen angestellt, deren Ergebnisse in den nachstehenden Tabellen zusammengefaßt sind. Bei der Beschreibung sind folgende Abkürzungen angewandt: K — keine Plasmolyse; v. P. — vollständige Plasmolyse in allen Zellen; P — Anfangsstadium der Plasmolyse in den meisten Zellen; HP und PH — teils plasmolysierte Zellen, teils nicht, der erste Buchstabe weist auf das Vorwiegen des einen oder des andern Prozesses hin; HHP und HHp — seltenes oder äußerst seltenes Auftreten der Plasmolyse; PPH und PPh — entgegengesetzter

Fall; S. g. — Spaltöffnungen geöffnet; S. s. g. — Spaltöffnungen schwach geöffnet; s. g. S. v. — schwach geöffnete Spaltöffnungen vorhanden; S. w. g. — Spaltöffnungen weit geöffnet. Der Zustand der Spaltöffnungen wurde in bezug auf ihre Öffnungsweite nicht immer angegeben; oft wurde bei geöffneten Spaltöffnungen nur der Buchstabe K gesetzt, was nur das Fehlen der Plasmolyse bezeichnet.

Ein Versuch mit *Centaurea orientalis.*

	N	Druck in Atm.	Spaltöffnung	Epidermis	Parenchym
1	1,50	53,7	K	v P	v P
2	1,35	48,4	K	v P	v P
3	1,20	43	K	v P	v P
4	1,05	37,6	K	v P	v P
5	0,90	32,3	K	v P	v P
6	0,75	26,6	K	v P	v P
7	0,675	24,1	K	v P	v P
8	0,60	21,4	K	PPh	PPh
9	0,535	19,1	K	HP	HP

Also betrug der Druck in den Spaltöffnungen mehr als 53,7 Atm., in den übrigen Geweben aber nur 19,1 Atm.

Am 9. Juli, 8 Uhr 30 Min. vorm.

	N	Druck	*Senecio Doria*			*Verbascum Lychnitis*		
			Spalt-öffn.	Epi-dermis	Par-enchym	Spalt-öffn.	Epi-dermis	Par-enchym
1	2,25	80,5	K	v P	v P	HHP	v P	v P
2	2,00	71	K	v P	v P	HHp	v P	v P
3	1,75	57,8	K	v P	v P	K	v P	v P
4	1,50	53,7	K	v P	v P	K	v P	v P
5	1,25	45,6	K	v P	v P	K	v P	v P
6	1,00	35,8	K	v P	v P	K	v P	v P
7	0,75	26,6	K	v P	HP	K	v P	v P
8	0,625	22,5	K	PH	K	K	v P	v P
9	0,50	17,9	K	K	K	K	PH	PH

Am 3. Juli, 8 Uhr 40 Min. vorm.

	N	Druck	*Centaurea orientalis*			*Iris pumila*			*Eryngium* Cmp.	
			Spalt-öffn.	Epi-dermis	Par-enchym	Spalt-öffn.	Epi-dermis	Par-enchym	Spalt-öffn.	Epi-dermis
1	2,75	98	HP	v P	v P	v P	v P	v P	HP	v P
2	2,50	90	HHp	v P	v P	HHp	v P	v P	Hp	v P
3	2,25	80,5	K	v P	v P	K	v P	v P	K	v P
4	2,0	71	K	v P	v P	K	v P	v P	K	v P
5	1,75	57,8	K	v P	v P	K	v P	v P	K	v P
6	1,05	37,6	K	v P	v P	K	v P	v P	K	v P
7	0,9	32,3	K	v P	v P	K	v P	v P	K	v P
8	0,75	26,6	K	v P	v P	K	v P	v P	K	v P
9	0,675	24,1	K	v P	v P	K	v P	v P	K	v P
10	0,535	19,1	K	K	K	K	v P	K	K	PPH

In der nächsten Tabelle sind die Versuche zusammengefaßt, welche mit *Iris pumila* am 12. Juli um 10 Uhr 45 Min. vorm., mit *Senecio Doria* und *Veronica incana* am 15. Juli um 9 Uhr vorm. angestellt worden sind.

	N	Druck	*Iris pumila*			*Senecio Doria*			*Veronic.incana*	
			Spalt-öffn.	Epi-dermis	Par-enchym	Spalt-öffn.	Epi-dermis	Par-enchym	Spalt-öffn.	Epi-dermis
1	3,0	108				HP	v P	v P	v P	v P
2	2,75	99	HP	v P	v P	HP	v P	v P	PPH	v P
3	2,5	90	K	v P	v P	s.g.S.v.	v P	v P	PH	v P
4	2,25	80,5	K	v P	v P	S. s. g.	v P	v P	HHp	v P
5	2,0	71	K	v P	v P	S. s. g.	v P	v P	K	v P
6	1,75	57,8	S. s. g.	v P	v P	S. g.	v P	v P	K	v P
7	1,5	53,7	S. s. g.	v P	v P	S. g.	v P	v P	S. s. g.	v P
8	1,25	45,6	S. g.	v P	v P	S. w. g.	v P	v P	S, g.	PPH
9	1,0	35,8	S. g.	v P	v P	S. w. g.	v P	v P	S. g.	K
10	0,75	26,6	S. w. g.	v P	v P	S. w. g.	v P	v P		
11	0,625	22,5	S. w. g.	v P	v P	S. w. g.	p	v P		
12	0,5	17,9	S. w. g.	v P	v P	S. w. g.	K	HP		
13	0,375	13	S. w. g.	v P	v P	S. w. g.	K	K		
14	0,25	9	S. w. g.	v P	K	S. w. g.				

Die Versuchsergebnisse der angeführten Tabellen weisen auf einen außerordentlich hohen osmotischen Druck in den Spaltöffnungen und auf eine große Differenz zwischen demselben und dem Drucke in den übrigen Geweben des Blattes hin. Mit Ausnahme der *Iris pumila* unterscheidet sich der osmotische Druck in den Epidermiszellen und in dem Blattparenchym sehr wenig. Zur größeren Anschaulichkeit wollen wir die Ergebnisse der beschriebenen Versuche in eine Tabelle zusammensetzen.

Bezeichnung der Pflanze	Spaltöffnung	Parenchym
Senecio Doria	über 80	22,5
Senecio Doria	108	22,5
Centaurea orientalis	53,7	21,4
Centaurea orientalis	98	unter 24
Iris pumila	90	unter 24
Iris pumila	98	13
Eryngium campestre	98	19,1
Verbascum Lychnitis	80,5	17,9
Veronica incana	90	45 (?)

Der Unterschied im Drucke ist auf den ersten Blick erkennbar. Als mittleren Wert für die Spaltöffnungen kann man 90—100 Atm. annehmen, für die übrigen Gewebe — 20 Atm. Was den Versuch mit *Veronica incana* anlangt, wo der Druck in der Epidermis 45 Atm. betrug, so kann ich für die Genauigkeit dieses Wertes nicht einstehen, weil der Haarüberzug der Epidermis eine genaue

Bestimmung desselben verhinderte, und ich den Versuch nicht wiederholt habe.

Der Unterschied zwischen dem osmotischen Druck der Schließzellen bei weit geöffneten Spaltöffnungen und dem der übrigen Gewebe des Blattes kann natürlich dadurch erklärt werden, daß in den ersteren im Vergleich zu den letzteren eine größere Menge der osmotisch wirksamen Substanzen enthalten war.

Betrachten wir nun, wie die Regulierung der Spaltöffnungen unter diesen Bedingungen vor sich geht, und wenden wir uns in erster Linie dem Prozesse des Schließens zu, der bei gleichmäßiger Beleuchtung von einer übermäßigen Transpiration hervorgerufen wird. Damit das Schließen der Spaltöffnungen zustande komme, muß der Turgor der Zellen abnehmen, was entweder vom Wasserverlust infolge der gesteigerten Transpiration, oder von der Verminderung der osmotisch wirksamen Stoffe abhängen kann. Setzen wir den ersten Fall voraus, d. h. daß infolge der Wasserabgabe der Turgor herabgesetzt wird, die Menge der Stoffe in den Zellen aber konstant bleibt. Setzen wir weiter voraus, daß infolge des Wasserverlustes die Pflanze in den ersten Stadien des Welkens begriffen ist, und der Turgor der Parenchymzellen vollständig aufgehoben ist; ein solcher Zustand entspricht dem Beginn der Plasmolyse, die gewöhnlich in der 0,625 N-Lösung des salpetersauren Kali eintritt. Unter diesen Bedingungen behalten die einen höheren osmotischen Druck aufweisenden Schließzellen ihren Turgor bei, und die Spaltöffnungen bleiben weit geöffnet. Um die ersten Stadien der Plasmolyse in ihnen hervorzurufen, ist es unbedingt nötig, die Konzentration der Lösung bis auf 2,6—3 N zu erhöhen. Infolge der osmotischen Prozesse wird dieselbe Konzentration auch in den Parenchymzellen vorhanden sein, wobei die Wassermenge in den letzteren im Vergleich zum Anfangsstadium der Plasmolyse um das 4—5fache abnehmen wird, d. h. die Zellen 75—80 % Wasser verlieren werden.

Es ist bemerkenswert, daß ich in meiner ersten Arbeit auf rein experimentellem Wege zu ähnlichen Ergebnissen gekommen bin. Indem ich die Pflanze mit weit geöffneten Spaltöffnungen außerordentlich gesteigerten Transpirationsverhältnissen aussetzte, bestimmte ich den Wasserverlust durch Abwägung bis zum Eintreten eines vollständigen Spaltenverschlusses. Schon in den ersten 18 Minuten verlor das Blattt gegen 43 % seines Gewichtes; man konnte erwarten, daß dieser Verlust noch zunehmen und ungefähr 60 % erreichen würde, wenn die Spaltöffnungen längere Zeit geschlossen bleiben würden. Wenn wir bedenken, daß in oben angeführten Berechnungen erstens der Wasserverlust des Blattes, nicht aber sein Gesamtgewicht in Betracht gezogen worden ist, daß zweitens ein Vergleich des osmotischen Druckes bei verschiedenen Konzentrationen fast unmöglich ist, so müssen wir annehmen, daß die theoretischen Berechnungen mit den Beobachtungen beinahe vollkommen übereinstimmen.

Aber der Verlust von 70 % Wasser bedeutet soviel, wie ein beinahe vollständiges Austrocknen der Pflanze; also kommen wir zu einer ganz sinnlosen Schlußfolgerung und zwar, daß die Pflanze am Tage ihre Spaltöffnungen solange nicht schließen kann, bis sie nicht gänzlich ausgetrocknet ist. Die Beobachtungen beweisen aber das Gegenteil. Um den am Tage eintretenden Spaltenverschluß zu erklären, müssen wir voraussetzen, daß die Verringerung des Wassergehaltes in den Schließzellen nicht nur auf Rechnung der Transpiration zu setzen ist, sondern auch infolge der Verminderung der im Zellsaft aufgelösten Stoffe eintreten kann. Somit ergibt sich folgende definitive Schlußfolgerung: Eine ausgiebige Transpiration im Laufe des Tages ruft eine Herabsetzung des osmotischen Druckes hervor, bis sich der letztere mit dem osmotischen Drucke der übrigen Blattgewebe vollkommen ausgleicht.

Nur unter diesen Bedingungen kann man zugeben, daß Pflanzen mit geschlossenen Spaltöffnungen und turgeszierenden Geweben existieren können. Auf Grund dieser Betrachtung unternahm ich eine ganze Reihe von Versuchen, in denen der osmotische Druck in den Spaltöffnungen der in trockener Atmosphäre befindlichen Pflanzen gemessen wurde.

Am 9. Juli. Es wurden mehrere Blätter der *Iris pumila* abgeschnitten und auf das Fenster des Laboratoriums gelegt. Die Transpiration war hier, wie ich es wiederholt beobachten konnte, ziemlich stark. Am nächsten Tage fand ich die Spaltöffnungen geschlossen; die Bestimmung des osmotischen Druckes ergab folgende Resultate:

	N	Druck	Spaltöffnung	Parenchym
1	1,50	53,7	v P	v P
2	1,25	45,6	v P	v P
3	1,00	35,8	v P	v P
4	0,75	26,6	v P	v P
5	0,625	22,5	v P	v P
6	0,50	17,9	P	P
7	0,375	13	HP	K
8	0,25	9	K	K

Meine Erwartungen haben sich vollkommen gerechtfertigt; der osmotische Druck in den Schließzellen stimmte bei geöffneten Spaltöffnungen mit dem der Parenchymzellen überein. Anstatt der gewöhnlichen 90—98 Atm. erhielt ich nur 13 Atm.

Am 10. Juli abends wurden Exemplare der *Centaurea orientalis* und *Linum flavum* abgeschnitten, ins Wasser gelegt und in ein durchsichtiges Glasgefäß mit Kalziumchlorid gebracht; das Gefäß wurde mitsamt den andern Pflanzen in der Steppe hingestellt. Am folgenden Tage fand ich die Spaltöffnungen dieser Pflanzen geschlossen; der Turgor der Gewebe war vollkommen erhalten. Die Bestimmung des osmotischen Druckes ergab folgende Resultate:

	N	Druck	*Centaurea orientalis*			*Linum flavum*			*Senecio Doria*		
			Spaltöffn.	Epidermis	Parenchym	Spaltöffn.	Epidermis	Parenchym	Spaltöffn.	Epidermis	Parenchym
1	1,50	53,7	v P	v P	v P	v P	v P	v P	v P	v P	v P
2	1,25	45,6	v P	v P	v P	v P	v P	v P	v P	v P	v P
3	1,00	35,8	v P	v P	v P	v P	v P	v P	v P	v P	v P
4	0,75	26,6	v P	v P	v P	v P	v P	v P	v P	v P	v P
5	0,625	22,5	PH	PH	PH	PPh	PPh	P	PH	PH	PH
6	0,50	17,9	HHp	HHp	HHp	K	HP	K	K	K	K
7	0,375	13	K	K	K	K	K	K			

Der Versuch lieferte mit dem vorhergehenden vollkommen übereinstimmende Ergebnisse — der osmotische Druck in den Schließzellen war gleich dem Druck in den Parenchymzellen.

Am 11. Juli wurden von einer Wurzel zwei Triebe der *Centaurea orientalis* abgeschnitten, worauf der eine von ihnen in ein durchsichtiges Glasgefäß mit Kalziumchlorid, der andere in ein eben solches, jedoch mit einer von Wasserdämpfen gesättigten Atmosphäre gefülltes Gefäß gebracht wurden. Die beiden Exemplare standen nebeneinander und wurden gleich stark beleuchtet. Am folgenden Tage zeigte das erste Exemplar geschlossene, das zweite dagegen weit geöffnete Spaltöffnungen.

	N	Druck	Trockene Atmosphäre			Feuchte Atmosphäre		
			Spaltöffn.	Epidermis	Parenchym	Spaltöffn.	Epidermis	Parenchym
1	3,00	108	v P	v P	v P	v P	v P	v P
2	2,75	98	v P	v P	v P	PH	v P	v P
3	2,50	90	v P	v P	v P	S. s. g.; K	v P	v P
4	2,25	80,5	v P	v P	v P	S. s. g.	v P	v P
5	2,00	71	v P	v P	v P	S. g.	v P	v P
6	1,75	57,8	v P	v P	v P	S. g.	v P	v P
7	1,50	53,7	v P	v P	v P	S. g.	v P	v P
8	1,25	45,6	v P	v P	v P	S. w. g.	v P	v P
9	1,00	35,8	v P	v P	v P	S. w. g.	v P	v P
10	0,75	26,6	HP	v P	v P	S. w. g.	v P	v P
11	0,625	22,5	K	v P	v P	S. w. g.	v P	v P
12	0,50	17,9	s. g. S. v.	HP	PH	S. w. g.	HP	PH
13	0,375	13	S. s. g.	K	K	S. w. g.	K	K

Die Tabelle zeigt, daß die trockene Atmosphäre eine Herabsetzung des osmotischen Druckes in den Schließzellen und demnach auch ein Schließen der Spaltöffnungen hervorgerufen hat; im Gegenteil ergab die feuchte Atmosphäre entgegengesetzte Resultate. Der interzellulare Druck betrug im ersten Falle — 26,6 Atm., im zweiten — 98 Atm.

Darauf wurde das Exemplar aus der trockenen Atmosphäre in eine feuchte übertragen, das aus der feuchten in eine trockene. Die Bestimmung des osmotischen Druckes wurde am nächsten Tage vorgenommen.

	N	Druck	Trockene Atmosphäre			Feuchte Atmosphäre		
			Spaltöffn.	Epidermis	Parenchym	Spaltöffn.	Epidermis	Parenchym
1	3.00	108	PPh	v P	v P	v P	v P	v P
2	2,75	98	PPH	v P	v P	v P	v P	v P
3	2,50	90	HHp	v P	v P	v P	v P	v P
4	2,25	80,5	K	v P	v P	v P	v P	v P
5	2,00	71	S. s. g.	v P	v P	v P	v P	v P
6	1,75	57,8	S. g.	v P	v P	v P	v P	v P
7	1,50	53,7	S. g.	v P	v P	v P	v P	v P
8	1,25	45,6	S. w. g.	v P	v P	PH	v P	v P
9	1,00	35,8	S. w. g.	v P	v P	s.g.S.v.;K	v P	v P
10	0,75	26,6	S. w. g.	P	P	S. s. g.	P	P
11	0,625	22,5	S. w. g.	K	K	S. s. g.	K	K
12	0,50	17,9	S. w. g.	K	K	S. g.	K	K

Wie zu erwarten war, veränderten sich zugleich mit den Transpirationsverhältnissen sowohl der osmotische Druck in den Schließzellen, als auch der Zustand der Spaltöffnungen.

Auf Grund der oben beschriebenen Versuche kann man voraussetzen, daß unter normalen Verhältnissen bei den noch wachsenden Pflanzen im Laufe des Tages eine periodische Veränderung des osmotischen Druckes in den Schließzellen stattfindet, welche von den Veränderungen der Transpirationsverhältnisse abhängt. Der erste orientierende Versuch in dieser Richtung wurde an *Iris pumila* angestellt.

	N	Druck	8 Uhr morgens			12 Uhr mittags		
			Spaltöffn.	Epidermis	Parenchym	Spaltöffn.	Epidermis	Parenchym
1	1,50	53,7	PH	v P	v P	v P	v P	v P
2	1,25	45,6	K	v P	v P	v P	v P	v P
3	1,00	35,8	K	v P	v P	v P	v P	v P
4	0,75	26,6	K	v P	v P	v P	v P	v P
5	0,625	22,5	K	v P	v P	v P	v P	v P
6	0,50	17,9	K	v P	v P	v P	v P	v P
7	0,375	13	K	v P	v P	v P	v P	v P
8	0,20	9	K	K	K	K	K	K

Am Morgen bei verhältnismäßig feuchter Atmosphäre und schwacher Transpiration stand der osmotische Druck der Schließzellen relativ hoch, weswegen auch die Spaltöffnungen offen blieben. Am Tage, als die Transpirationsverhältnisse sich bedeutend erhöht hatten, sank der Druck bis zur normalen Höhe, von 53,7 bis auf 13 Atm. und bedingte dadurch das Schließen der Spaltöffnungen.

Der folgende Versuch wurde an zwei noch wachsenden Exemplaren der *Centaurea orientalis* angestellt. Das eine von ihnen befand sich fortwährend in feuchter Atmosphäre bei herabgesetzter Transpiration, zu welchem Zwecke ich es mit einem Gefäße bedeckte, dessen Luft feucht erhalten wurde; das Exemplar blieb nebenbei unbedeckt stehen, das Gras ringsherum wurde niedergetreten; auf diese Weise erhielt ich bedeutend gesteigerte Transpirationsbedingungen, wozu auch der Wind und die Sonnenwärme beitrugen. Zum Versuche gebrauchte ich Blättchen von ein und denselben Blättern, je zwei von jedem Exemplar. Es wurden vier Bestimmungen vorgenommen: um 8 Uhr vorm., 12 Uhr mittags, 4 Uhr und 7 Uhr 30 Min. nachm. Der Zustand der Spaltöffnungen war folgender: 8 Uhr vorm. — bei beiden Exemplaren Spaltöffnungen geöffnet; 12 Uhr mittags — bei dem im Freien stehenden Exemplar Spaltöffnungen geschlossen, bei dem unter dem Gefäß befindlichen — geöffnet; 4 Uhr nachm. — bei den im Freien stehenden kaum bemerkbares Öffnen der Spaltöffnungen, bei dem andern sind dieselben weit geöffnet; 7 Uhr 30 Min. nachm. — bei beiden Exemplaren Spaltöffnungen geschlossen.

	N	Druck	8 Uhr vorm. Im Freien stehend.			8 Uhr vorm. In feuchter Atm.			12 Uhr mittags Im Freien stehend.			12 Uhr mittags In feuchter Atm.		
			Spalt-öffn.	Epi-dermis	Par-enchym	Spalt-öffn.	Epi-dermis	Par-enchym	Spatt-öffn.	Epi-dermis	Par-enchym	Spalt-öffn.	Epi-dermis	Par-enchym
1	3,00	108	PH	v P	v P	v P	v P	v P	v P	v P	v P	PH	v P	v P
2	2,75	98	K	v P	v P	v P	v P	v P	v P	v P	v P	S. s. g.	v P	v P
3	2,50	90	K	v P	v P	PH	v P	v P	v P	v P	v P	K	v P	v P
4	2,25	80,5	K	v P	v P	K	v P	v P	v P	v P	v P	K	v P	v P
5	2,00	71	K	v P	v P	K	v P	v P	v P	v P	v P	K	v P	v P
6	1,75	57,8	K	v P	v P	K	v P	v P	v P	v P	v P	K	v P	v P
7	1,50	53,7	K	v P	v P	K	v P	v P	v P	v P	v P	K	v P	v P
8	1,25	45,6	K	v P	v P	K	v P	v P	v P	v P	v P	K	v P	v P
9	1,00	35,8	K	v P	v P	K	v P	v P	v P	v P	v P	K	v P	v P
10	0,75	26,6	K	v P	v P	K	v P	v P	PPh	v P	v P	K	v P	v P
11	0,625	22,5	K	v P	v P	K	v P	HP	HP	v P	v P	K	v P	v P
12	0,50	17,9	K	v P	v P	K	P	K	K	P	P	K	P	P
13	0,375	13	K	K	K	K	K	K	K	K	K	K	K	K
14	0,25	9	K	K	K	K	K	K	K	K	K	K	K	K

	N	Druck	4 Uhr nachm. Im Freien stehend.			4 Uhr nachm. In feuchter Atm.			7 Uhr 30 Min. nchm. Im Freien stehend.			7 Uhr 30 Min. nachm. in feuchter Atm.		
			Spalt-öffn.	Epi-dermis	Par-enchym	Spalt-öffn.	Epi-dermis	Par-enchym	Spalt-öffn.	Epi-dermis	Par-enchym	Spalt-öffn.	Epi-dermis	Par-enchym
1	3,00	108	v P	v P	v P	K	v P	v P	v P	v P	v P	v P	v P	v P
2	2,75	98	v P	v P	v P	S. s. g.	v P	v P	v P	v P	v P	v P	v P	v P
3	2,50	90	v P	v P	v P	S. s. g.	v P	v P	v P	v P	v P	v P	v P	v P
4	2,25	80,5	v P	v P	v P	S. g.	v P	v P	v P	v P	v P	v P	v P	v P
5	2,00	71	v P	v P	v P	S. g.	v P	v P	v P	v P	v P	v P	v P	v P
6	1,75	57,8	v P	v P	v P	S. g.	v P	v P	v P	v P	v P	v P	v P	v P
7	1,50	53,7	v P	v P	v P	S. w. g.	v P	v P	v P	v P	v P	v P	v P	v P
8	1,25	45,6	v P	v P	v P	S. w. g.	v P	v P	v P	r P	v P	v P	v P	v P
9	1,00	35,6	PPH	v P	v P	S. w. g.	v P	v P	v P	v P	v P	v P	v P	v P
10	0,75	26,6	HHp	v P	v P	S. w. g.	v P	v P	v P	v P	v P	v P	v P	v P
11	0,625	22,5	K	PH	PH	S. w. g.	v P	v P	v P	PH	PH	PH	v P	v P
12	0,50	17,9	K	K	K	K	P	P	PH	K	K	K	P	P
13	0,375	13	K	K	K	K	K	K	K	K	K	K	K	K

Also betrug der osmotische Druck um 8 Uhr vorm. bei dem im Freien stehenden Exemplar — 108 Atm., bei dem in feuchter Atmosphäre befindlichen — 90 Atm.; die Transpirationssteigerung beeinflußte natürlich nur das erstere, indem sie gegen 12 Uhr mittags den Druck bis auf 22,5 Atm. herabsetzte, während beim andern Exemplar derselbe hoch stand — 108 Atm. Mit der Abnahme der Sonnenwärme verminderte sich die Transpiration, und der Druck des ersteren begann zu steigen, weswegen ich jetzt 35,8 Atm. konstatieren konnte; beim zweiten blieb er auf derselben Höhe — 108 Atm.; am Abend beeinflußte die Abschwächung der Beleuchtung die beiden Exemplare in gleicher Weise, nämlich gegen 7 Uhr 30 Min. sank der Druck beim ersten bis auf 17,9 Atm., beim zweiten bis auf 22,5 Atm.

Alsdann schien es mir von bedeutendem Interesse, die Schnelligkeit des Prozesses festzustellen.

Die Versuche wurden nach zwei Richtungen hin geführt: einerseits wurden die Pflanzen mit weit geöffneten Spaltöffnungen in ausgiebige Transpirationsverhältnisse versetzt, andererseits wurde die Transpiration der Pflanzen mit geschlossenen Spaltöffnungen herabgesetzt.

Am 11. Juli. Ein Blatt der *Iris pumila* mit weit geöffneten Spaltöffnungen wurde abgeschnitten und in eine trockene Atmosphäre mit Kalziumchlorid gebracht. Zu Beginn des Versuches betrug der osmotische Druck in den Schließzellen 98 Atm. Nach zwei Stunden des Verbleibens in trockener Luft sank der Druck bis auf 17,9 Atm. — Siehe Kurve Nr. 1.

Am 12. Juli. Ein Blatt der *Iris pumila* mit weit geöffneten Spaltöffnungen wurde auf den Tisch des Laboratoriums ohne Wasserzutritt gelegt. Der anfängliche osmotische Druck war 98 Atm.; nach einer Stunde einer gesteigerten Transpiration betrug er 35,8 Atm.; eine Stunde später — 26,6 Atm. — Siehe Kurve Nr. 2.

Am 18. Juli. Zwei Exemplare der *Centaurea orientalis* mit weit geöffneten Spaltöffnungen wurden in eine Atmosphäre mit Kalziumchlorid übertragen. Der anfängliche Druck um 10 Uhr morgens betrug 108 Atm.; um 11 Uhr bei dem einen — 98, bei dem andern — 57,8 Atm.; um 12 Uhr bei dem ersten — 80,5, bei dem zweiten — 53,7 Atm.; um 4 Uhr 30 Min. nachm. bei dem ersten — 53,7, bei dem zweiten — 22,5 Atm. Die Transpiration scheint nicht zu stark gewesen zu sein. Siehe Kurven Nr. 3 und Nr. 4.

Am 21. Juli. In einem analogen Versuche mit *Centaurea orientalis* sank der Druck nach 1 Stunde von 98 Atm. bis auf 71 Atm.

Es wurden auch Versuche mit noch wachsenden Pflanzen angestellt. Die Pflanze wurde vorher eine Zeit lang in feuchter Atmosphäre unter einem Gefäß gehalten; darauf, gegen die Mitte des Tages, als die Transpirationsbedingungen sich bedeutend erhöhten, wurde das Gefäß entfernt.

Zu Beginn des ersten Versuches betrug der Druck über 108 Atm., nach einer ½ Stunde — 108; nach einer weiteren ½ Stunde — 98; wieder nach einer ½ Stunde — 90; noch eine ½ Stunde später (2 Stunden nach dem Beginn des Versuches) —

26,6 Atm.; endlich noch eine 1/2 Stunde später — 22,5 Atm. — Siehe Kurve Nr. 5.

In einem andern Falle betrug der Druck anfangs 108 Atm.; 1/2 Stunde später 80,5; noch 1/2 Stunde später — 26,6 Atm. Siehe Kurve Nr. 6.

Im dritten Versuche, zu Beginn desselben — 108 Atm.; nach 15 Min. — 99 Atm.; nach einer 1/2 Stunde — 26,6 Atm. Siehe Kurve Nr. 7.

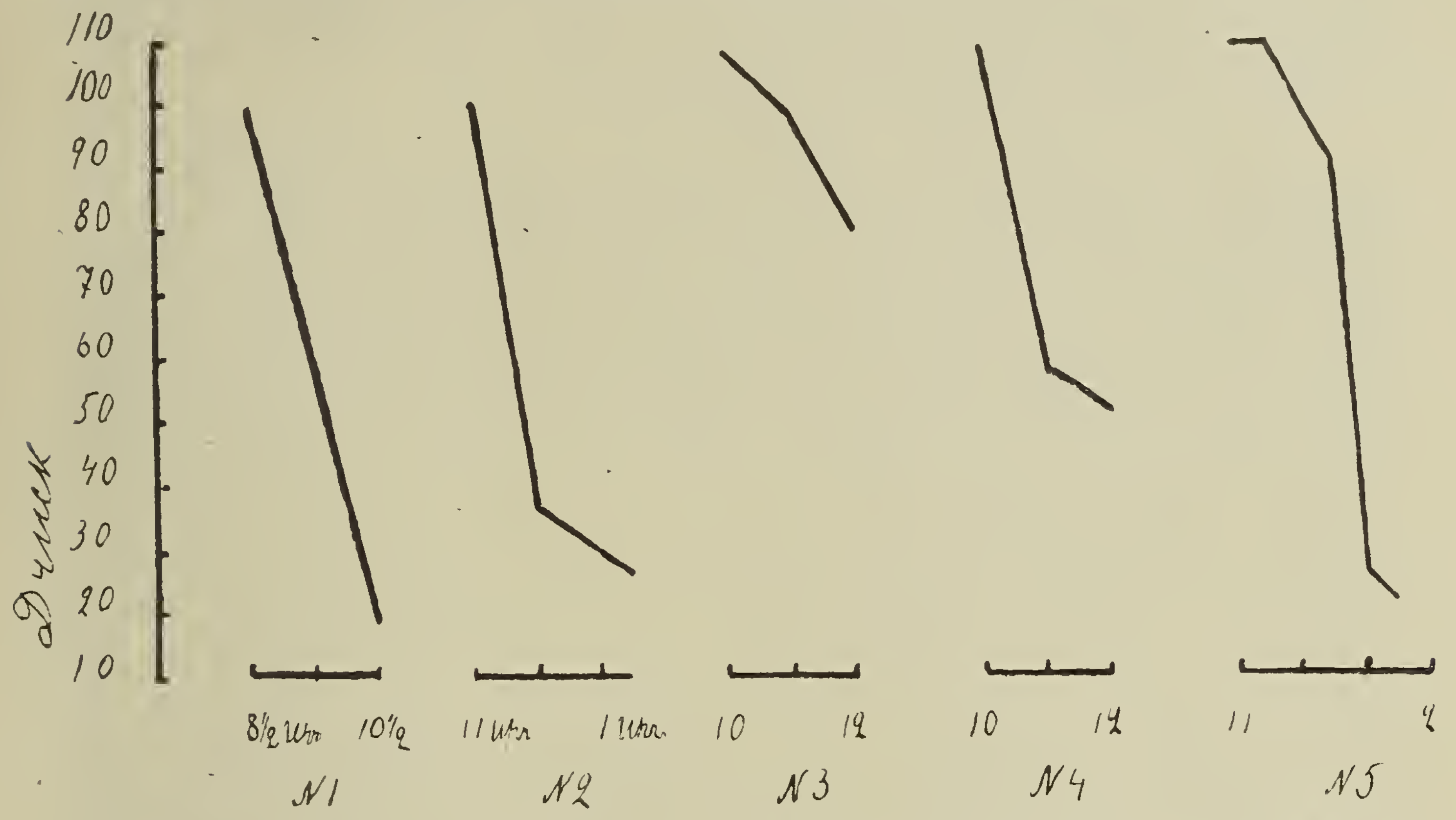
Eryngium campestre ergab ähnliche Resultate: anfangs — 108 Atm.; nach 1/2 Stunde — 57,8; 1/2 Stunde später — 35,8, endlich wieder 1/2 Stunde später — 26,6 Atm. Siehe Kurve Nr. 8.

Aus diesen Versuchen leuchtet es ohne weiteres ein, daß der Prozeß des Schließens sich im Verlaufe von 1—2 Stunden vollzieht. Man kann voraussetzen, daß die Schnelligkeit desselben je nach der Transpirationsintensität variieren kann, jedoch eine gewisse mehr oder weniger konstante Größe aufweist. Zur Aufklärung dieser Frage wurden Pflanzen mit gleich weit geöffneten Spaltöffnungen in verschiedene Transpirationsverhältnisse versetzt. Es war schwer, passende Abstufungen zu erhalten; auch wurde der Versuch noch dadurch erschwert, daß bei zu stark gesteigerter Transpiration die Pflanze viel zu schnell zu Grunde ging.

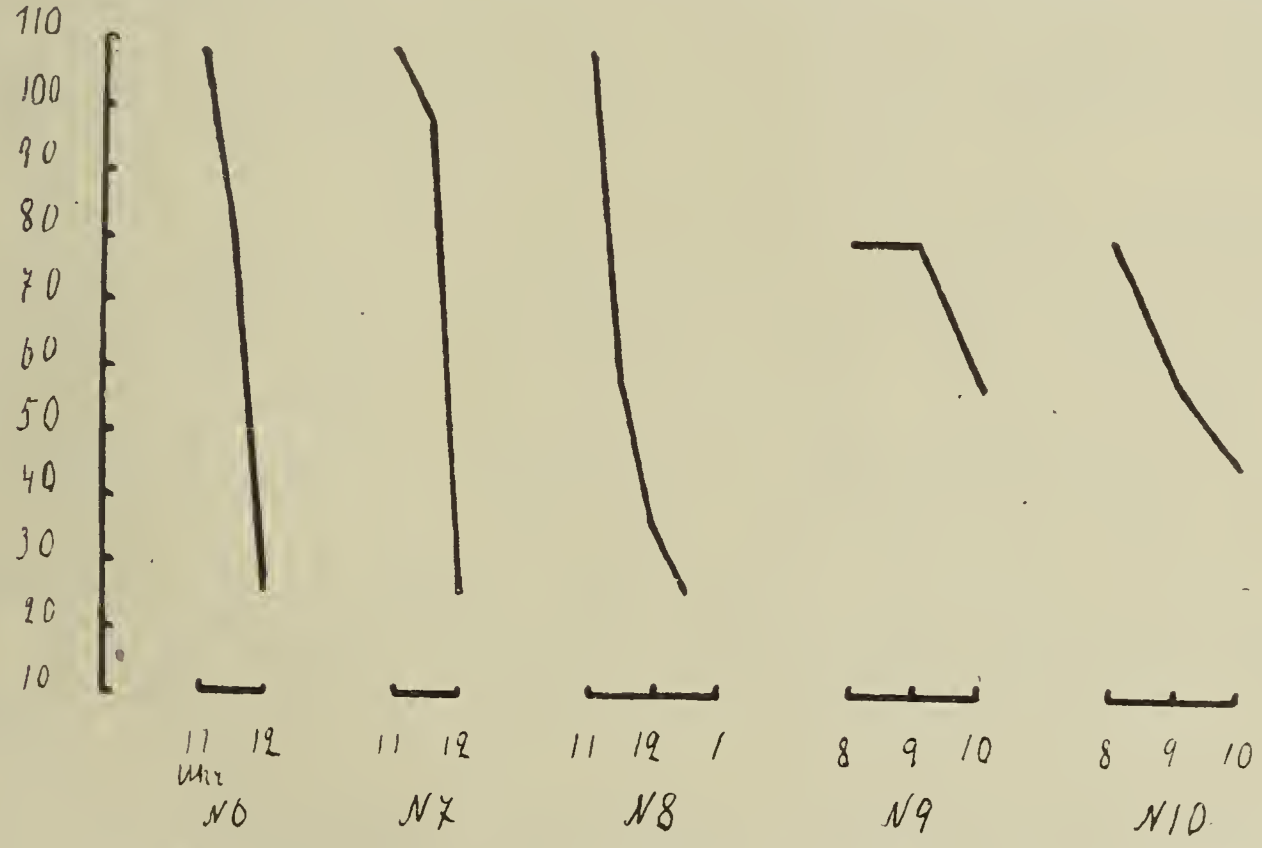
Am 21. Juli. Ein Exemplar des *Linum flavum* wurde in zwei Teile zerschnitten; die eine Hälfte (I) ins Wasser gesteckt und in eine Atmosphäre mit Kalziumchlorid gebracht, die andere (II) ohne Wasserzutritt auf den Tisch gelegt. Der anfängliche Druck der beiden Teile betrug 80,5 Atm., nach 1 Stunde bei I — 80,5, bei II — 57,8 Atm. Noch 1 Stunde später bei I — 57,8, bei II — 45,6; die darauffolgenden Beobachtungen wurden nur an I fortgesetzt, weil II zu Grunde ging; nach 2 Stunden zeigte I — 35,8 Atm. und schließlich noch 45 Min. später — 22,5 Atm. Siehe Kurven 9 und 10.

Am 22. Juli. Zwei noch wachsende Exemplare der *Centaurea orientalis* standen unter einem Glasgefäß in feuchter Atmosphäre. Das eine von ihnen (I) wurde nicht abgeschnitten, aber das Gefäß entfernt; das andere wurde abgeschnitten und im Weskschen Apparate auf einem Tische in der Steppe hingestellt, so daß es der direkten Einwirkung des Windes und der Sonnenstrahlen ausgesetzt war. Zum Schlusse des Versuches blieb I noch in vollkommen frischem Zustande, obwohl es auch seine Spaltöffnungen geschlossen hatte; II dagegen vertrocknete und ging zu Grunde. Der anfängliche Druck der beiden Exemplare betrug 80,5 Atm.; nach 1 Stunde — 45,6; noch eine Stunde später 22,6 Atm. Siehe Kurven 11 (I) und 12 (II).

Der eben beschriebene Versuch mit *Linum flavum* zeigt, daß die Schnelligkeit, mit der der osmotische Druck in den Schließzellen abnimmt, mit den Transpirationsbedingungen in engem Zusammenhang steht; so war der Druck der schwach transpirierenden Pflanze nach Verlauf von 1 Stunde = 80,5 Atm., bei der stark transpirierenden = 57,8 Atm. Der Versuch mit *Centaurea orientalis* beweißt, daß die Geschwindigkeit des Prozesses in mehr oder weniger hohem Grade autonom ist. Obwohl sehr verschiedene Bedingungen auf den Wasserverlust einwirkten, verlief der Prozeß in beiden Fällen mit derselben Schnelligkeit.



Iris pumila. *Iris pumila.* *Centaurea orientalis.* *Centaurea orientalis.*



Centaurea orientalis. *Eryngium campestre.* *Linum flavum.*

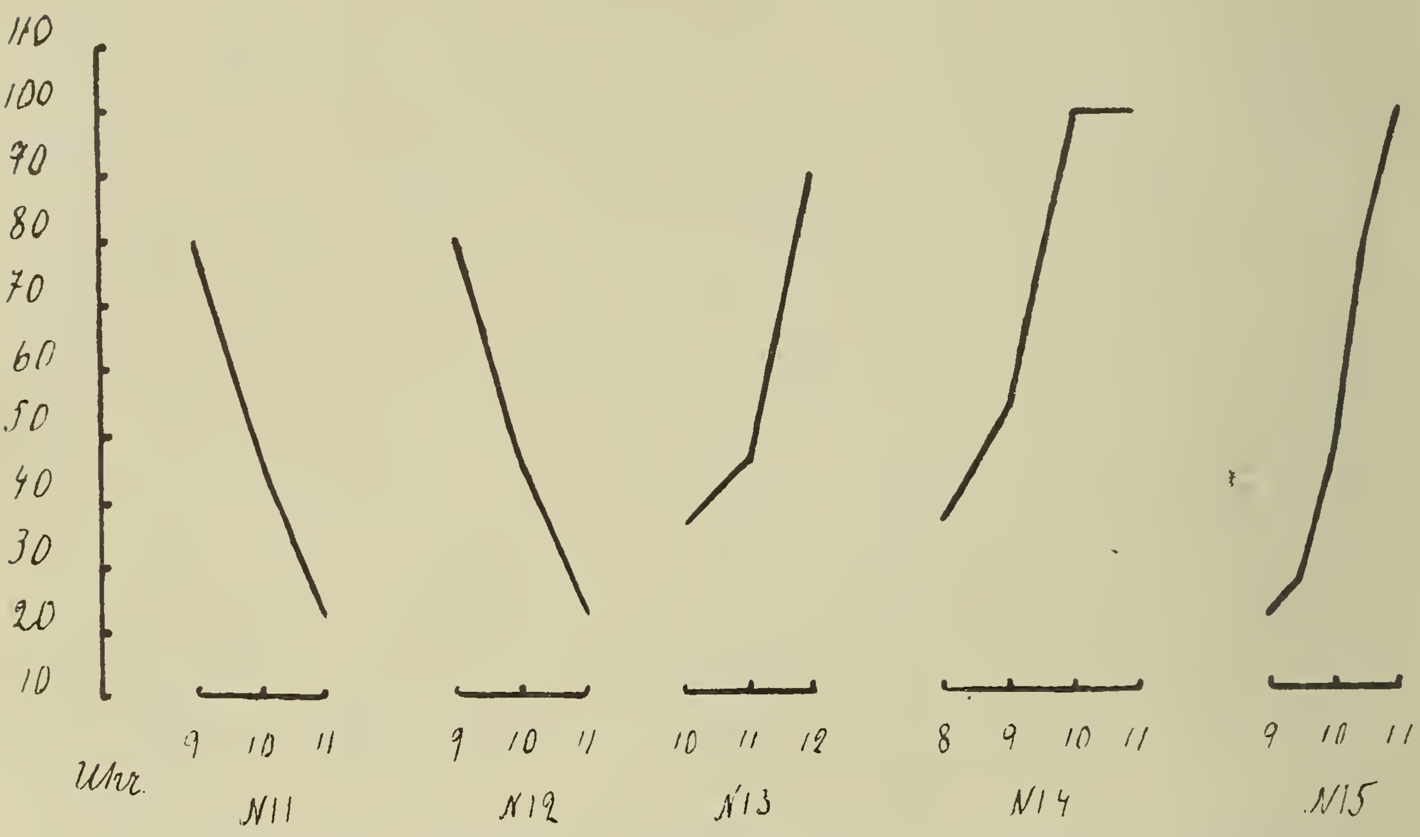
In den darauffolgenden Versuchen gab ich dem Prozesse eine entgegengesetzte Richtung, d. h. indem ich Pflanzen mit geschlossenen Spaltöffnungen in eine feuchte Atmosphäre übertrug, rief ich eine Erhöhung des osmotischen Druckes in ihren Schließzellen und folglich auch das Öffnen ihrer Spaltöffnungen hervor.

Am 18. Juli. Das Exemplar des *Linum flavum* wurde aus trockener Atmosphäre in eine feuchte übertragen. Zu Beginn des

Versuches betrug der Druck 35,8 Atm., nach 1 Stunde — 45,6, 1 Stunde später — 90 Atm. Siehe Kurve 13.

Am 20. Juli. Ein gleichartiger Versuch mit *Centaurea orientalis.* Anfänglicher Druck = 35,8 Atm.; nach 1 Stunde = 53,7; noch 1 Stunde später = 98 Atm. und schließlich wieder 1 Stunde später = 98 Atm. Siehe Kurve 14.

Am 23. Juli. Der Versuch mit einer noch wachsenden *Centaurea orientalis.* Es wurde ein Exemplar mit geschlossenen Spaltöffnungen gewählt, mit einem Glasgefäß bedeckt, mit Wasser begossen und, um die Atmosphäre feucht zu erhalten, wurde jede halbe Stunde ein Bespritzen mittels eines Pulverisators vorgenommen. Zu Beginn des Versuches war der Druck = 22,5 Atm.; nach einer halben Stunde = 26,6; eine halbe Stunde später = 45,6; wieder eine halbe Stunde später = 80,5; schließlich noch eine halbe Stunde später = 99 Atm. Siehe Kurve 15.



Centaurea orientalis. *Linum flavum.* *Centaurea orientalis.*

Aus den beschriebenen Versuchen und noch besser aus den vorstehenden Kurven ist es ohne weiteres ersichtlich, daß der Prozeß der Verminderung der osmotitch wirksamen Stoffe im Zellsaft der Schließzellen sich mit einer bestimmten Geschwindigkeit vollzieht, indem er sich im Verlaufe von ungefähr 2 Stunden abspielt, weswegen auch der Spaltenverschluß langsam vor sich geht. Eine Pflanze mit weit geöffneten Spaltöffnungen kann bei ausgiebiger Transpiration nicht nur verwelken, sondern sogar austrocknen, ehe der osmotische Druck in allen Blattgeweben gleich groß geworden ist.

Der Gedanke, daß bei geöffneten Spaltöffnungen der osmotische Druck in den Schließzellen den Druck in den Epidermiszellen übertreffen muß, wurde zuerst von Schwendener (2) ausgesprochen, der rein theoretisch, nur auf Grund der Untersuchung der Dicke der Zellwandungen einen Unterschied von 5—10 Atm. voraussetzte. Aber Pfeffer (8) widerlegte diese theoretische Voraussetzung Schwendeners durch seinen an *Amaryllis formosissima* angestellten Versuch; Pfeffer scheint deshalb negative Ergebnisse erhalten zu haben, weil die von ihm untersuchte Pflanze verhältnismäßig schwach geöffnete Spaltöffnungen aufwies.

Bei geöffneten Spaltöffnungen ist zu erwarten, daß die Kurven des Druckes und der Transpiration mehr oder weniger übereinstimmen werden, oder aber, wenn wir die kleinen vorübergehenden, von der Wasserzufuhr abhängenden Schwankungen außer Acht lassen, daß die Kurven jedenfalls in ein und derselben Richtung verlaufen werden. Da wir aber, wie es die Versuche Renners (9) gezeigt haben, auf Grund der Spaltenbreite einer gewissen Pflanze mehr oder weniger genau über die Transpirationsgröße urteilen können, so werden wir auch beim Studium des osmotischen Druckes dieselben Daten erhalten. Die Schwierigkeit besteht nur darin, daß, wenn der Druck abnimmt, beispielsweise um das zweifache, oder in einem andern Verhältnis, die Verengung der Spalte wohl kaum dieser Abnahme entsprechen wird; besonders wenn wir in Betracht ziehen, daß die Bestimmung des osmotischen Druckes bei hohen Konzentrationen viel zu ungenau ist. Es kann höchstens von einer Übereinstimmung in der Richtung der Kurven die Rede sein. Ich habe einen Versuch in dieser Richtung angestellt, der befriedigende Resultate ergeben hat, aber wegen Zeitmangel habe ich diese Frage nicht genauer studieren können.

Am 22. Juli. Von einer Wurzel schnitt ich zwei Exemplare der *Centaurea orientalis* ab, die zwecks eines vollständigeren Öffnens der Spaltöffnungen vorher eine Zeitlang in einer feuchten Atmosphäre gehalten wurden. Das eine von ihnen wurde in den Weskschen Apparat eingeschlossen und auf eine Wage gestellt, um den Transpirationsverlauf zu studieren; an dem andern wurde der osmotische Druck in den Schließzellen gemessen. Zu Beginn des Versuches betrug derselbe 90 Atm.; nach 1 Stunde — 45,6 und zum Schluß des Versuches — 22,5 Atm.

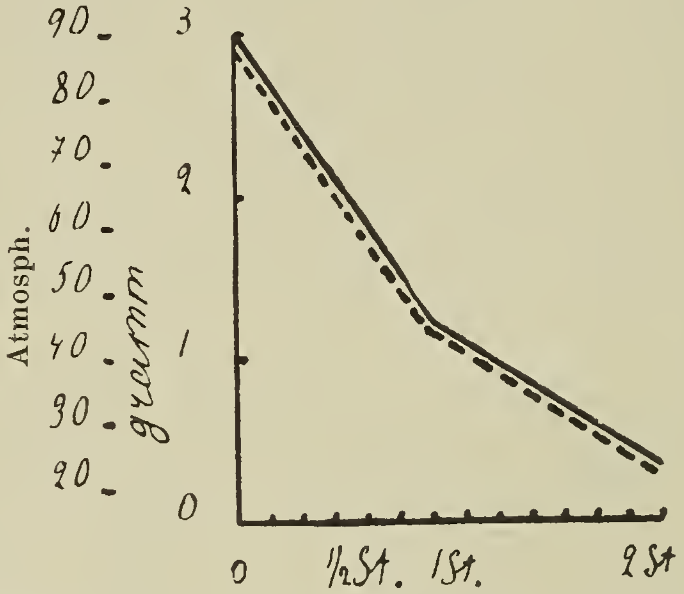
Die Beobachtungen der Transpiration ergaben folgende Zahlengrößen:

Zeit	Nach Verlauf von ? Min.	Transpiriert (in gr)	Auf 1 Std. berechnet	Zeit	Nach Verlauf von ? Min.	Transpiriert (in gr)	Auf 1 Std. berechnet
9 Uhr 14 Min.				9 Uhr $25^1/_2$ Min.	$2^1/_2$	0,1	2,4
9 „ 16 „	2	0,1	3,0	9 „ $28^1/_2$ „	3	0,1	2,0
9 „ $18^1/_2$ „	$2^1/_2$	0,1	2,4	9 „ 33 „	$4^1/_2$	0,2	2,7
9 „ 21 ,,	$2^1/_2$	0,1	2,4	9 „ 42 „	9	0,4	2,7
9 ,, 23 ,,	2	0.1	3,0	9 „ $46^1/_2$ „	$4^1/_2$	0,15	2,5

Zeit	Nach Verlauf von ? Min.	Transpiration (in gr)	Auf 1 Stunde berechnet
9 Uhr 53½ Min.	7	0,25	2,1
10 „ 1½ „	8	0,3	2,2
10 „ 22 „	20½	0,4	1,2
10 „ 31 „	9	0,2	1,3
10 „ 39 „	8	0,2	1,2
10 „ 51 „	12	0,2	1,0
11 „ 10 „	19	0,2	0,63
11 „ 30 „	20	0,1	0,3

Die anfängliche Transpiration erreichte 3,0 gr in 1 Stunde; nach 10 Uhr, d. h. eine Stunde später, sank sie bis auf 1,2 gr und zum Schluß des Versuches bis auf 0,3 gr. Versuchen wir die Kurven der Transpiration und des Druckes zu konstruieren, wobei wir den höchsten und den niedrigsten Punkt vereinigen werden.

Auf der Abszisse tragen wir die Zeit, auf der Ordinate die Größen der Transpiration und des Druckes auf.



Transpiration —————— Osmot. Druck — — — —

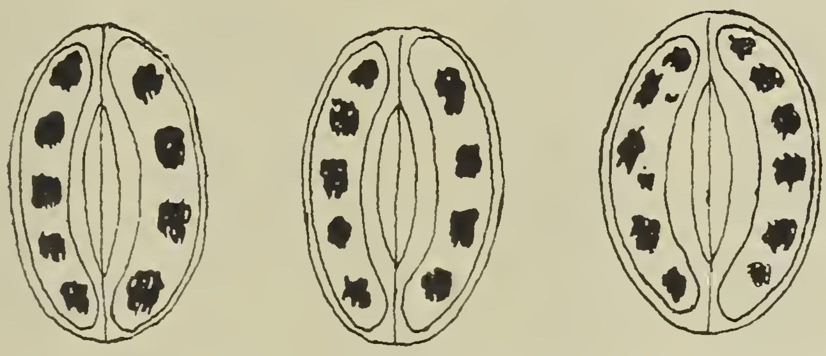
Wir sehen, daß die Kurven ziemlich dicht nebeneinander liegen.

Welche physiologischen Prozesse in den Schließzellen sind es denn, die eine Veränderung des osmotischen Druckes hervorrufen? Unwillkürlich drängt sich die Antwort auf, daß es sich hier um die Wirkung der diastatischen Enzyme handelt, welche je nach der Veränderung der Transpirationsverhältnisse Stärke in Zucker verwandeln oder vice versa, mit andern Worten, daß die Regulierung der Spaltöffnungen einen enzymatischen Prozeß vorstellt. Eine derartige Schlußfolgerung kann sich auf die Versuche von Lloyd (6) stützen, der gleichzeitig mit dem Öffnen der Spaltöffnungen ein Auflösen der Stärke beobachtet hat; je breiter die Spalte war, desto weniger Stärke blieb in den Schließzellen zurück, wobei sie gegen die Mitte des Tages allmählich verschwand, am Abend sich aber von neuem in großer Menge ablagerte.

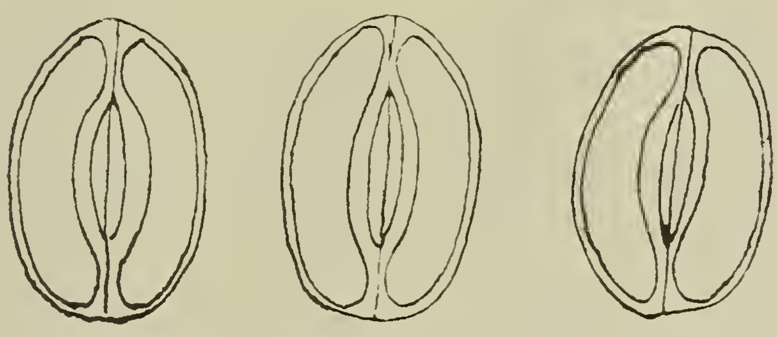
Meine weiteren Untersuchungen widmete ich dem Studium der Frage über das Auftreten und Verschwinden der Stärke im

Zusammenhang mit dem von der Veränderung der Transpirationsverhältnisse abhängenden Öffnen und Schließen der Spaltöffnungen. Die ersten Untersuchungen wurden an *Centaurea orientalis* mit Hilfe der Jod-Jodkalilösung angestellt. Von einer Wurzel wurden zwei Exemplare abgeschnitten; das eine von ihnen stand in einem durchsichtigen Glasgefäß mit Kalziumchlorid, das andere in einem gleichartigen Gefäß, dessen Luft aber mit Wasserdämpfen gesättigt war. Die Spaltöffnungen des ersteren waren geschlossen und mit Stärke (Nr. 1) überfüllt, des zweiten — weit geöffnet und ohne bemerkbaren Stärkegehalt (Nr. 2). Der osmotische Druck des ersteren betrug 26,6 Atm., des zweiten — 99 Atm. Zur Illustration dienen die nachstehenden Abbildungen, welche mit Hilfe der Zeichenkammer ausgeführt worden sind.

Darauf wurde das erste Exemplar aus einer trockenen Atmosphäre in eine feuchte, das zweite umgekehrt aus einer feuchten in eine trockene übertragen. Die Spaltöffnungen des ersten waren weit geöffnet und die Stärke in ihnen verschwunden (Nr. 3), der osmotische Druck = 90 Atm.; die Spaltöffnungen des zweiten hatten sich geschlossen und mit Stärke überfüllt (Nr. 4); der Druck sank bis auf 45,6 Atm.



Nr. 1 und 4. Stärke bei geschlossenen Spaltöffnungen.

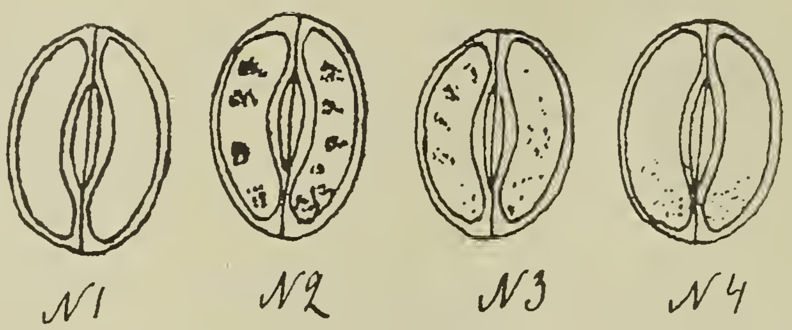


Nr. 2 und 3. Reaktion auf Stärke bei geöffneten Spaltöffnungen.

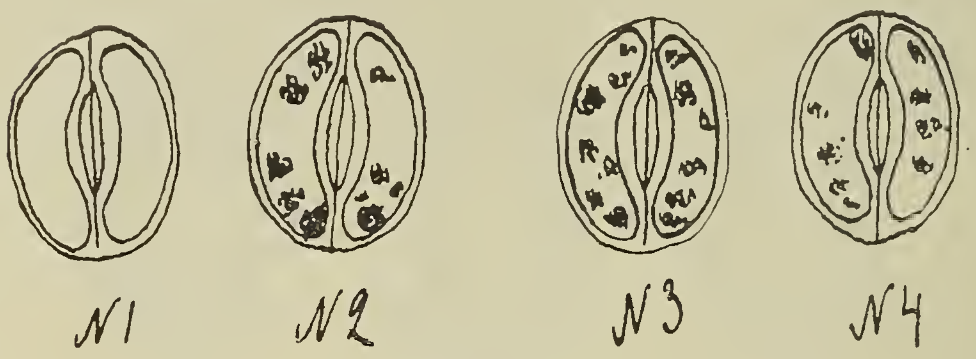
Bei der Ausführung der oben beschriebenen Versuche betreffend Messungen des osmotischen Druckes unter verschiedenen Transpirationsbedingungen habe ich in einigen Fällen die Reaktion auf Stärke mit der Jod-Jodkalilösung ausgeführt. Die Ergebnisse waren wie folgt: bei *Centaurea orientalis* wurde Stärke in den Spaltöffnungen konstatiert, wenn der osmotische Druck 17,9; 17,9; 22,5; 26,6; 35,8 und 35,8 Atm. betrug; in den Spaltöffnungen von *Iris pumila* — bei 45,6 Atm.; von *Senecio Doria* — bei 53,7 Atm.; von *Linum flavum* — bei 35,8 Atm. Stärke fehlte in den Spaltöffnungen von *Centaurea orientalis* bei 71; 108 und 108 Atm.; von *Iris pumila* — bei 80,5 Atm.; von *Senecio Doria* — bei 108 Atm.

Beim weiteren Studium benutzte ich schon eine feinere Reaktion und zwar das Chloralhydrat mit Jod.

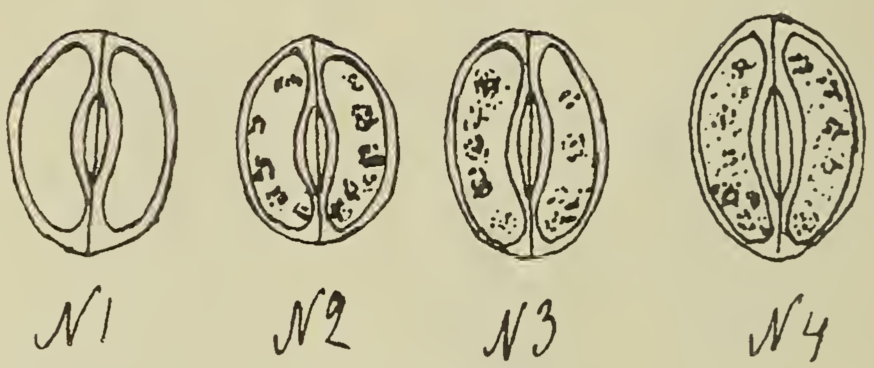
Am 1. August. — 5 Triebe von einer Wurzel des *Origanum vulgare* wurden vorher einige Tage unter einem Glasgefäß gehalten, wobei sowohl der Boden als auch die Luft fortwährend angefeuchtet wurden. Die Spaltöffnungen aller Triebe waren weit geöffnet. Bei der Ausführung des Versuches wurden zwei noch wachsende Triebe (Nr. 1) unter einem Glasgefäß gelassen; ein Exemplar (Nr. 2) wurde auch wachsend beibehalten, aber das Gefäß über ihm wurde entfernt, so daß es gesteigerten Transpirationsverhältnissen ausgesetzt wurde; zwei andere Triebe (Nr. 3 und Nr. 4)



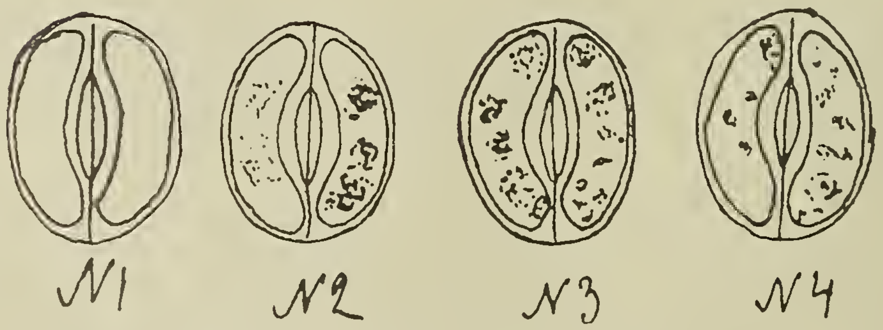
10 Uhr vorm.



12 Uhr mitt.



1 Uhr nachm.

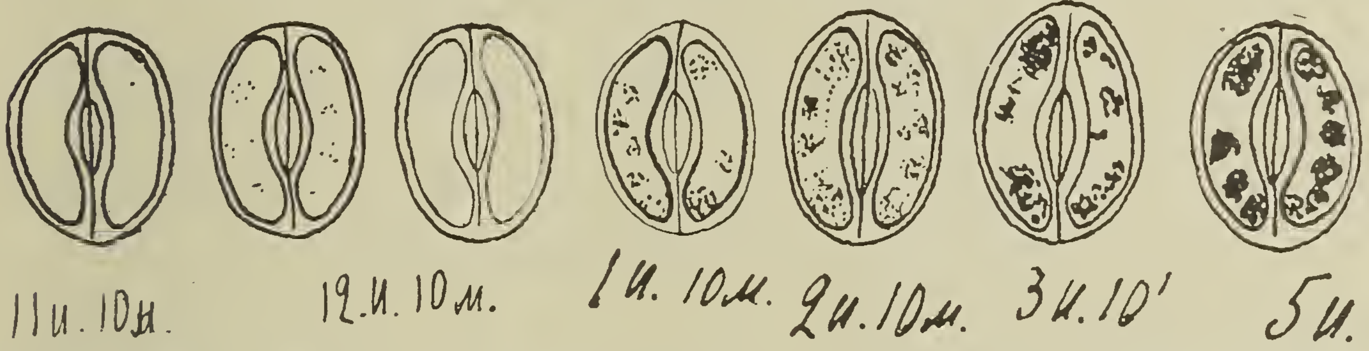


3 Uhr nachm.

wurden abgeschnitten und in Weskschen Apparaten auf das Fenster des Laboratoriums gestellt, wo sie eine äußerst intensive Transpiration aufwiesen. Zu Beginn des Versuches, um 9 Uhr vorm. bei geöffneten Spaltöffnungen, fiel die Reaktion auf Stärke negativ aus; es ließ sich nämlich solche in keiner von den Schließzellen nachweisen.

Die Beobachtungen wurden um 10 Uhr vorm., 12 Uhr, 1 Uhr und 3 Uhr nachm. wiederholt. Aus den nachstehenden Abbildungen, die mit Hilfe der Zeichenkammer ausgeführt worden sind, kann der Stärkegehalt in den Schließzellen beurteilt werden; als Beispiel wurde ein Durchschnittsfall gewählt, was nicht schwer war, da alle Spaltöffnungen eine große Gleichartigkeit aufwiesen.

Also zeigte Nr. 1, der die ganze Zeit in feuchter Atmosphäre gestanden hatte und im Laufe des Versuches weit geöffnete Spaltöffnungen aufwies, stets einen negativen Ausgang der Stärkereaktion. Bei den übrigen Exemplaren, deren Transpiration sehr stark war, so daß Nr. 3 und Nr. 4 anfangs sogar ein schwaches Welken zeigten, und deren Spaltöffnungen schon nach einer Stunde sich zu schließen begannen, konnte eine bedeutende Anhäufung von Stärke nachgewiesen werden.



11 Uhr 10 Min. 12 Uhr 10 Min. 1 Uhr 10 Min. 2 Uhr 10 Min. 3 Uhr 10 Min. 5 Uhr.

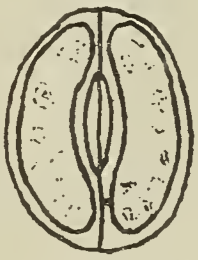
Am 1. August. — Zwei Exemplare von *Campanula glomerata* mit weit geöffneten Spaltöffnungen ergaben eine negative Stärkereaktion. Nach der Übertragung derselben in eine trockene Atmosphäre fingen die Schließzellen an, wie im vorhergehenden Versuche, Stärke in großer Menge anzuhäufen.

Am 2. August wurde der Versuch mit *Origanum vulgare* nochmals an solchen Trieben angestellt, die seit dem vorhergehenden Tage unter einem Glasgefäß in feuchter Atmosphäre gestanden hatten. Die Spaltöffnungen waren weit geöffnet und enthielten keine Stärke. Um 11 Uhr 10 Min. vorm. wurde das Gefäß entfernt. Neue Bestimmungen des Stärkegehaltes wurden um 12 Uhr 10 Min., 1 Uhr 10 Min., 3 Uhr 10 Min. und 5 Uhr angestellt. Wie aus den mit Hilfe der Zeichenkammer ausgeführten Abbildungen ersichtlich ist, fand fortwährend eine Anhäufung von Stärke statt.

Am 3. August. — Ich versuchte festzustellen, mit welcher Geschwindigkeit die Stärke gebildet wird; zu diesem Zwecke wurde ein Exemplar des *Origanum vulgare* mit weit geöffneten Spaltöffnungen und ohne Stärkegehalt auf das Fenster gelegt und der Wasserzutritt ausgeschlossen. Es fand ein rasches Welken statt, und die Stärke kam schon nach einer $^1/_2$ Stunde in relativ großer Menge zum Vorschein, was die nachstehenden Abbildungen illustrieren.

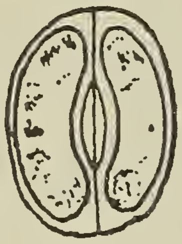
Es besteht also zweifellos ein Zusammenhang zwischen der von den Transpirationsbedingungen abhängenden Regulierung der Spaltöffnungen und der Veränderung des Stärkegehaltes, der seinerseits mit den Schwankungen des osmotischen Druckes in engem Zusammenhang steht.

Die Regulierung der Spaltöffnungen hängt unmittelbar von den physiologischen Prozessen ab, welche wir uns folgendermaßen vorstellen können: die Veränderung des gesamten Wassergehaltes in einer Pflanze dient als stimulierender Faktor, der den Beginn der Enzymetätigkeit in den Schließzellen bedingt, wobei die Enzyme die Stärke aus dem unlöslichen Zustand in einen löslichen (wahrscheinlich in Zucker) verwandeln oder umgekehrt. Als Folge dieser Tätigkeit tritt die Veränderung der osmotischen Eigenschaften des Zellsaftes und der Kraft des Turgors ein; der letztere beeinflußt seinerseits den Zustand der Spaltöffnungen, indem er entweder ein Öffnen oder ein Schließen derselben hervorruft. Dieser physiologische Prozeß vollzieht sich mit einer bestimmten Schnelligkeit, und zwar erfordert sein vollständiger Abschluß 1—2 Stunden.



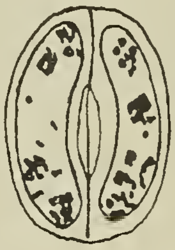
Nach $^1/_2$ St.

Nach $^1/_2$ Std.



N. 1 St

Nach 1 Std.



N $1^1/_2$ St

Nach $1^1/_2$ Std.

Als Folge der sich in den Schließzellen abspielenden Prozesse erscheint die große Autonomie der Spaltöffnungen im Vergleich zu den übrigen Blattgeweben. Ihre Regulierung kann nicht auf rein mechanische Prozesse zurückgeführt werden, welche mit dem Bau der Wandungen und der vorhandenen Wassermenge im Zusammenhang stehen. Diese Prozesse sind nur Mittel, welche die lebenden Protoplasten je nach dem Einfluß der äußeren stimulierenden Faktoren ausnutzen, wobei die letzteren den Prozeß nach der einen oder andern Richtung lenken können. So z. B. der Faktor der Dunkelheit ruft in dem Protoplaste sogar bei Wasserüberfluß Prozesse hervor, die zur Verminderung der osmotisch wirksamen Stoffe führen, was ein Schließen der Spaltöffnungen zur Folge hat. Der Faktor der Beleuchtung wirkt in entgegengesetztem Sinne ein. Endlich bei konstanter Beleuchtung kann der Faktor des Wassergehaltes in einer Pflanze entweder eine Zunahme oder eine Abnahme der Menge der osmotisch wirksamen Stoffe in den Schließzellen hervorrufen und dadurch eine Veränderung des Spaltöffnungszustandes bewirken.

Botanisches Kabinett an der Universität St. Petersburg 1913.

Literaturverzeichnis.

1. Mohl, H. v., Welche Ursachen bewirken die Erweiterung und Verengerung der Spaltöffnungen? (Bot. Zeitg. 1856.)
2. Schwendener, S., Über Bau u. Mechanik der Spaltöffnungen. (Monatsber. der Berliner Akad. d. Wiss. 1881.)
3. Leitgeb, H., Beiträge zur Physiologie der Spaltöffnungsapparate. (Mitt. aus d. bot. Inst. zu Graz. Bd. I. 1886.)
4. Stahl, E., Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. (Bot. Zeitg. 1894.)
5. Derselbe.
6. Lloyd, Physiologie of Stomata. Washington 1908.
7. Iljin, W., Transpirationsgang bei den getauchten Pflanzen. (Arb. der K. Naturforscherges. zu St. Petersburg. Ser. 3. Abt. f. Bot. 1911.)
8. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. 1904.
9. Renner, Flora. 1903. 103. p. 171.

Die Probleme des vergleichenden Studiums der Pflanzentranspiration.

Von

W. S. Iljin.

Mit 27 Abbildungen im Text.

Im Auftrage und unter materieller Unterstützung der botanischen Abteilung der Kaiserlichen Naturforschergesellschaft in St. Petersburg habe ich im Sommer 1912 auf einem von der Gräfin Panin der Gesellschaft gestifteten Grundstück des ungepflegten Steppenlandes im Kreise Walui, Gouvernement Woronesh, eine Reihe von Versuchen über die Transpiration der Pflanzen angestellt.

Prof. Dr. W. J. Palladin erteilte mir liebenswürdig die Erlaubnis, von den Apparaten und Instrumenten der physiologischen Abteilung des botanischen Kabinetts an der Universität St. Petersburg Gebrauch zu machen.

Privatdozent Dr. A. A. von Richter schlug mir vor, mich dem vergleichenden Studium der Transpiration biologisch verschiedener Pflanzentypen zu widmen.

Als Grundmethode wurde die Bestimmung der Größe der Transpiration nach der Menge des Wassers angenommen, das von den abgeschnittenen und mittels Kautschukröhren mit Büretten verbundenen Pflanzen eingesaugt wurde. Diese Methode ermöglicht es, rasche Berechnungen zu machen und im Freien zu experimentieren.

Wie Lloyd (1) gezeigt hat, stimmen die Daten bezüglich der Transpiration und des Einsaugens unter der Bedingung vollständiger Erhaltung der Turgeszenz im allgemeinen überein.

Beim vergleichenden Studium der Transpiration ist vor allem die Frage zu lösen, wie die mit dem Standort verbundenen Transpirationsverhältnisse auf verschiedene biologische Pflanzentypen einwirken; andererseits in welchem Maße ein bestimmtes Substrat den Bedarf verschiedener Pflanzen an Wasser befriedigen kann.

Offenbar ist das Optimum dieser Bedingungen für verschiedene Pflanzen verschieden. Der Vergleich der erhaltenen Resultate kann uns die Möglichkeit geben, die Anforderungen der Pflanzen festzustellen und die letzteren in biologische Typen einzuteilen.

Eine große Anzahl von Forschern hat sich mit dem Stadium der Wirkung der äußeren Einflüsse auf die Transpiration beschäftigt. So haben Miquel, Ducharte, Knop, Fleischmann, Eder, Haberlandt, Anders, Masure, Tschaplowitz, Bonnier und Mangin, Eberdt, Unger, Hellriegel, Alloi und viele andere die Wirkung der Luftfeuchtigkeit auf die Transpiration untersucht. Die Mehrzahl von ihnen kommt zum Schlusse, daß die Steigerung der Lufttrockenheit eine erhöhte Transpiration zur Folge hat. Leclerc (2) sucht sogar dieser die Transpiration steigernden Wirkung mathematischen Ausdruck zu geben.

Die Frage über den Einfluß der Temperatur auf die Transpirationsstärke wird von den Verfassern beinahe in gleicher Weise gelöst und zwar in dem Sinne, daß eine Temperaturerhöhung zur Steigerung der Transpiration führt. So ist Wiesner (3), welcher die Wirkung relativ niedriger Temperaturen (4,3°—16° C.) untersucht hat, auch zu dem Schlusse gekommen, daß die Temperaturerhöhung eine Zunahme der Transpiration zur Folge hat. Alloi (4), der schon den Einfluß höherer Temperaturen (15°—42° C.) studierte und den Prozeß bei verschiedener Beleuchtung beobachtet hat, kam zu denselben Ergebnissen. Kohl (5) und Eberdt (6) erhielten ähnliche Resultate bei der Bestimmung des Einsaugevermögens der Pflanzen.

Nach den Untersuchungen vieler Autoren übt auch die Bewegung der Luft einen wesentlichen Einfluß auf die Transpiration aus. Knop (7) sagt: Die Transpiration ist in der in Bewegung befindlichen Luft stärker als bei Windstille. Dasselbe bestätigt auch Eder. Anders (8) weist auf die besonders stark die Transpiration steigernde Wirkung des Windes bei wolkenlosem Himmel hin. In den mit großer Genauigkeit angestellten Versuchen Wiesner's (3) erreichte die Erhöhung der Transpiration 4 g. Eberdt (6) hat sowohl die Transpiration als auch das Einsaugen des Wassers studiert und ist im ganzen zu ähnlichen Resultaten gekommen, wie die oben erwähnten Autoren.

Schon aus dieser oberflächlichen Übersicht der einschlägigen Literatur ist zu ersehen, daß die Mehrzahl der Forscher geneigt ist, die Pflanzentranspiration als die Arbeit eines physikalischen Apparates zu betrachten. Übrigens finden wir auch charakteristische Abweichungen von dieser Auffassung. So sehen wir z. B. in den Versuchen Masure's (9), daß eine allmähliche Zunahme der Luftfeuchtigkeit die Transpiration anfangs in der Tat herabsetzt, zum Schluß aber tritt der entgegengesetzte Effekt auf. Ich führe hier die Tabelle Masure's an:

Feuchtigkeit der Luft	Verdunstung im Evaporometer	Transpiration der Pflanze
75	0,93	4,96
79	0,62	3,70
88	0,61	2,72
89	0,38	2,58
91	0,25	3,40

Die letzte Zahl 3,40 erregt beim Verfasser Bedenken; Burgerstein (10) aber sucht einen Fehler in der Ausführung des Versuches zu finden.

Was die Wirkung der Temperaturerhöhung angeht, so schreiben Senebier und Miquel diesem Faktor eine unbedeutende Rolle zu. Guppenberger (11) dagegen kommt zu entgegengesetzten Ergebnissen, indem er auf die Tatsache hinweist, daß hohe Temperatur bei zarten Pflanzen nicht nur keine Steigerung, sondern sogar eine Herabsetzung der Transpiration hervorruft.

Solche einander widersprechende Angaben finden wir auch in den Arbeiten über den Einfluß der Luftbewegung. Wiesner (3) konnte in seinen Versuchen mit *Saxifraga sarmentosa* bei Luftbewegung eine Verringerung der Transpiration von 1,07 bis auf 0,72 beobachten; bei ruhiger Luft stieg sie wieder bis auf 1,00. Der Verfasser erklärt dieses Sinken durch das Schließen der Spaltöffnungen und das darauf folgende Öffnen derselben. Eigenartige Schlußfolgerungen finden wir bei Plenk (12) und Senebier (13); der erstere meint, die Transpiration werde durch warme Luft besonders begünstigt; der zweite dagegen kommt zu diametral entgegengesetzten Resultaten.

Obwohl die von mir angeführten widersprechenden Ergebnisse in der ganzen Menge von Arbeiten vereinzelt dastehen, sind sie doch sehr bezeichnend; sie müssen meiner Ansicht nach mit in Betracht gezogen werden und erfordern eine allseitige Aufklärung.

Das Gesamtergebnis der meisten Untersuchungen lautet: Eine Erhöhung der Transpirationsfähigkeit, sei es, daß sie durch eine Zunahme der Lufttrockenheit, durch eine Erhöhung der Temperatur oder aber durch Luftbewegung hervorgerufen wird, führt unvermeidlich zur Steigerung der Pflanzentranspiration.

Wenn wir beim vergleichenden Studium der Transpiration diese Schlußfolgerung im Auge behalten, so können wir erwarten, daß Pflanzen ohne Schutzeinrichtungen besonders stark auf die äußeren Faktoren reagieren werden und daß die letzteren einen größeren Einfluß auf sie ausüben werden, als auf die geschützten Pflanzen — die Xerophyten. Deshalb wird auch die Transpirationskurve desto höher steigen, je stärker die äußeren Einflüsse und je weniger die Pflanzen geschützt sein werden.

Die Bedingungen, unter denen ich zu arbeiten genötigt war, erwiesen sich als verhältnismäßig ungünstig. Da ein Wohngebäude fehlte, wurde ein Häuschen mit einem eisernen Dache erbaut. An sonnigen Tagen wurde das letztere glühend heiß und schuf eine erstickende Atmosphäre. In den meisten Fällen hielten die Pflanzen derartige Transpirationsverhältnisse nicht aus und gingen zu Grunde. Die Arbeit im Freien wurde nicht selten durch den Wind erschwert, welcher die Pflanzentranspiration bedeutend steigerte und dadurch eine zerstörende Wirkung ausübte. Dieser Umstand läßt sich in der Weise erklären, daß die in einem Apparate auf offener Steppe hingestellte Pflanze sich plötzlich in gesteigerte Transpirationsbedingungen versetzt sieht, die sich von den normalen Bedingungen bedeutend unterscheiden, da sie sich in diesem Falle in enger Gemeinschaft mit andern Pflanzen befindet. Ihre gemeinsame Transpiration schafft sogar bei starkem Winde eine ziemlich feuchte Atmosphäre der umgebenden Luft, besonders der unteren Schichten. In meinen Versuchen waren nicht nur die oberen, sondern auch die unteren Blätter, die gewöhnlich größer und weniger geschützt sind, einen starken Einflusse der äußeren Faktoren ausgesetzt. Um die Transpiration herabzusetzen, brachte ich die Pflanze in eine 1 Meter tiefe Grube hinein, in deren Boden sich eine mit Wasser gefüllte Mulde befand.

Eine andere Ursache des raschen Welkens konnte darin bestehen, daß die Pflanze aus einer feuchten Atmosphäre plötzlich in eine solche versetzt wurde, wo die Gefahr einer zu starken Transpiration vorhanden war. Die Öffnungsweite der Spaltöffnungen war den äußeren Einflüssen nicht angepaßt, und die Pflanze, die nicht imstande war, sie rasch zu regulieren, ging unvermeidlich zu Grunde. Um den Pflanzen die Möglichkeit zu verleihen, ihren Spaltöffnungsapparat in entsprechender Weise zu regulieren, schnitt ich die Pflanze am Abend des vorhergehenden Tages ab und setzte sie in einem Apparate solchen Bedingungen aus, deren Einfluß ich zu studieren beabsichtige.

Zu diesem Zwecke wurde die Pflanze unter Wasser abgeschnitten und ihr unteres Ende gleichfalls unter Wasser mittels Kautschukröhre innerhalb einer Glasröhre von einem größeren inneren Durchmesser im Vergleich zu der Schnittfläche des Stengels befestigt; dadurch wurde die Möglichkeit eines wenn auch nur partiellen Zusammendrückens des Stengels durch die Kautschukröhre vermieden. Darauf wurde die Glasröhre mittels eines langen Kautschukschlauches mit einer Bürette verbunden. Die Schnittfläche des Stengels blieb fortwährend unter Wasser.

Indem wir die Größe der Transpiration mittels des Einsaugevermögens messen, setzen wir voraus, daß der Gesamtgehalt des Wassers in einer Pflanze während des Versuches unverändert, daß also der Turgor in allen Pflanzenteilen intakt bleibt. Wenn nun auch nur ein schwaches Welken konstatiert wurde, was sich in erster Linie an jungen Pflanzenteilen bemerken ließ, so wurde die Pflanze als für den Versuch untauglich weggeworfen.

Um die Ergebnisse vergleichen zu können, wurde die Blattoberfläche auf 1000 cm_2 und 1 Stunde berechnet, wobei die Ober- und Unterseite des Blattes getrennt berücksichtigt wurden.

Leider haben sowohl die kurze Dauer der Arbeit, als auch die Schwierigkeiten der Vermessungen und Berechnungen mir die Möglichkeit genommen, Kontrollversuche anzustellen. Deshalb bin ich nicht geneigt, diese Ergebnisse als definitiv anzusehen; es ist hier eher eine Reihe von Anhaltspunkten gegeben, die zur Aufklärung des Weges, den der Forscher zu verfolgen hat, beitragen können.

Damit die Versuche besser verglichen werden könnten, wurden gleichzeitig mehrere biologisch verschiedene Pflanzentypen untersucht, jede in zwei Exemplaren. Das eine wurde in verhältnismäßig gesteigerte Transpirationsverhältnisse versetzt, z. B. direkt in der Steppe hingestellt, das andere in eine feuchtere und ruhigere Atmosphäre gebracht.

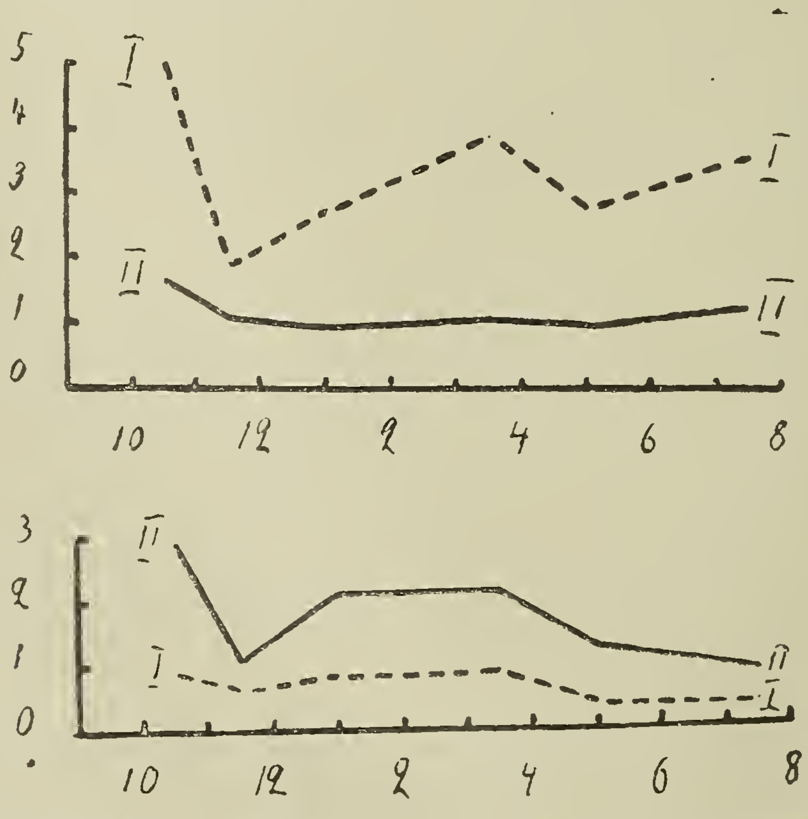
Wie ich schon oben erwähnt habe, darf man erwarten, daß bei der Feststellung der Widerstandsfähigkeit einer Pflanzenart die Größe der Transpiration als Kriterium zu dienen vermag. Bei gleichen äußeren Einflüssen weist eine schwächere Transpiration auf eine bessere Schutzeinrichtung, also auch auf eine größere Zähigkeit der Pflanze hin; somit entspricht das Minimum der Transpiration dem Maximum der Schutzeinrichtung.

Wenn es in der Tat so wäre, dann würde ein und dieselbe Pflanze unter beliebigen Bedingungen stets weniger Wasser verlieren als jede andere, d. h. wir würden stets dieselben Verhältnisse erhalten. Wenn wir uns aber diesen Standpunkt zu eigen machen, so gelangen wir sogleich in Verlegenheit. Nehmen wir als Beispiel folgende Versuche.

8. Juni. Zum Versuche dienten je zwei Exemplare von *Sanguisorba officinalis* und *Clematis integrifolia,* von denen sich das eine in einer Grube, das andere auf offener Steppe befand, und beide einer parallelen Beobachtung unterzogen wurden.

Zeit	*Sanguisorba officinalis*				*Clematis integrifolia*			
	Steppe		Grube		Steppe		Grube	
	hat Wasser eingesaugt (in cm³)				hat Wasser eingesaugt (in cm³)			
	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.
9 U. — 10 U. 30 M.	2,4	5,0	0,4	0,84	0,8	1,67	1,1	2,8
11 Uhr 30 Min.	0,6	1,9	0,2	0,65	0,4	1,1	0,3	1,1
1 „ — „	1,3	2,74	0,35	0,81	0,5	0,95	0,8	2,04
3 „ 30 „	2,9	3,8	0,75	0,97	1,0	1,1	1,4	2,12
5 „ — „	1,3	2,74	0,2	0,45	0,55	1,0	0,5	1,29
7 „ 30 „	1,4	3,57	0,3	0,4	0,65	1,45	0,55	0,83
Oberfläche	314 cm²		286 cm²		360 cm²		264 cm²	

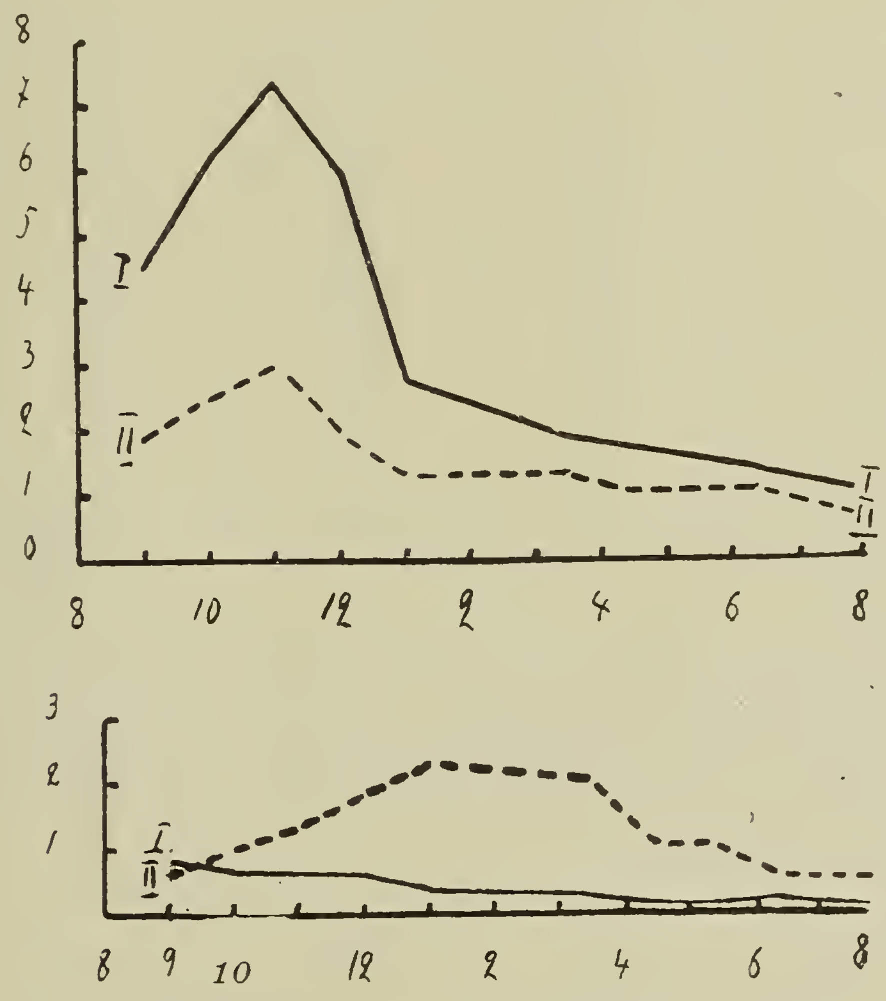
Stellen wir diese Verhältnisse in Form von Kurven dar. Auf die Abszisse wollen wir die Zeit, auf die Ordinate die Menge des eingesaugten Wassers auftragen.



I. *Sanguisorba officinalis.* II. *Clematis integrifolia.*

Am 15. Juni analoger Versuch.

Zeit	*Ajuga Laxmanni*				*Phlomis pungens*			
	Steppe		Grube		Steppe		Grube	
	hat Wasser eingesaugt (in cm³)				hat Wasser eingesaugt (in cm³)			
	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.
8—9 Uhr	0,55	1,83	0,2	0,54	3,5	4,55	0,4	0,75
10 „	0,75	2,5	0,3	0,8	4,7	6,1	0,3	0,57
11 „	0,9	3,0	0,5	1,35	5.6	7,3	0,3	0,57
12 „	0,6	2,0	1,7	1,9	4,6	6,0	0,3	0,57
1 „	0,4	1,3	0,9	2.43	2,1	2,73	0,2	0,38
3 Uhr 30 Min.	0,9	1,3	1,8	2,08	3,3	1,82	0.5	0,38
4 „ 20 „	0,3	1,0	0,4	1,08	1,0	1,3	0,1	0,2
5 „ 20 „	0,3	1,0	0,4	1,08	1,1	1,4	0,1	0,2
6 „ 20 „	0,3	1.0	0,25	0,7	0,9	1,17	0,2	0,38
7 „ 40 „	0,3	0,7	0,3	0,6	1,0	0.97	0,1	0,13
Oberfläche	300 cm²		370 cm²		770 cm²		530 cm²	



I. *Phlomis pungens.* II. *Ajuga Laxmanni.*

Im ersten Versuche wies die auf der Steppe hingestellte *Sanguisorba officinalis* eine stärkere Transpiration auf als *Clematis integrifolia.* In der Grube dagegen hatten sich die gegenseitigen Beziehungen verändert. Dieselbe Erscheinung, vielleicht sogar schärfer ausgedrückt, wird auch bei *Phlomis pungens* und *Ajuga Laxmanni* beobachtet.

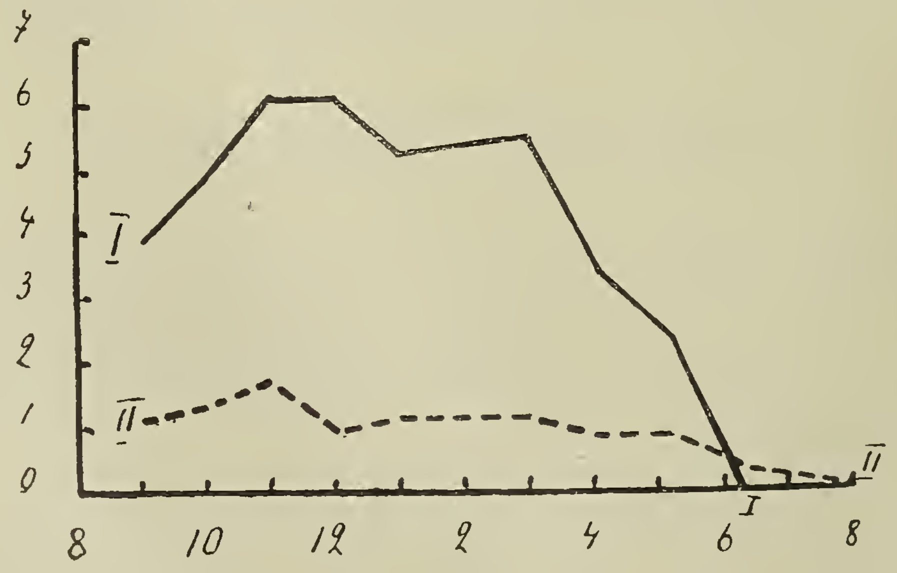
Derartige Ergebnisse berechtigen uns zu sagen, daß unter gleichen Bedingungen die Größe der Transpiration als ein typisches Merkmal des xerophilen Charakters der Pflanzen nicht dienen kann. Sonst könnte es geschehen, daß wir einen typischen Xerophyten für eine Pflanze annehmen würden, die an gesteigerte Trockenheitsverhältnisse weniger angepaßt ist, nicht nur als Wiesengräser, sondern sogar als Pflanzen der feuchten und schattigen Standorte. Verschiedene Schutzeinrichtungen, wie z. B. eine dichte Behaarung, würden in diesem Falle ihrer Bestimmung nicht entsprechen und sich sogar als schädlich erweisen.

Versuchen wir das Gesagte zu illustrieren.

Nehmen wir zwei so ganz und gar typische Xerophyten, wie *Aster villosus* und *Veronica incana*, deren Bau und Standort dafür zeugen, daß sie trockenen Standorten angepaßt sind; vergleichen wir die Größe ihrer Transpiration mit der Transpiration der Pflanzen, denen spezielle Schutzeinrichtungen fehlen, wie z. B. *Aristolochia Clematitis* und *Sanguisorba officinalis.*

Zeit	*Aster villosus* hat Wasser eingesaugt (in cm³)		*Aristolochia Clematitis* hat Wasser eingesaugt (in cm³)	
	Absolut	Auf 1000 cm² in 1 Stunde	Absolut	Auf 1000 cm² in 1 Stunde
8—9 Uhr m.	0,8	3,8	0,9	1,2
10 „	1,0	4,8	1,0	1,33
11 „	1,3	6,2	1,2	1,6
12 „	1,3	6,2	0,7	0,93
1 „	1,1	5,2	0 9	1,2
3 „	2,3	5,5	1,7	1,13
4 „	0,7	3,33	0,7	0,93
5 Uhr 15 Min.	0,6	2,28	0,8	0,85
6 „ 15 „	0	0	0,1	0,33
7 „ 45 „	0	0	0	0
Im ganzen	9,1	43,3	8,5	11,3
Oberfläche	210 cm²		750 cm²	

Im ganzen hat *Aster villosus* (auf 1000 cm² berechnet) — 43,3 gr ausgeschieden, während *Aristolochia Clematitis* in derselben Zeit nur 11,3 gr, d. h. viermal so wenig Wasser verdunstet hat. Noch deutlicher tritt der Unterschied bei der Betrachtung der Kurven hervor.

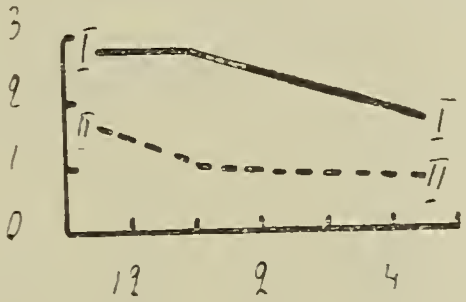


I. *Aster villosus.* II. *Aristolochia Clematitis.*

Im nächsten Versuche wurden *Veronica incana* und *Sanguisorba officinalis* miteinander verglichen.

Zeit	*Veronica incana* hat Wasser eingesaugt (in cm³) Absolut	*Veronica incana* hat Wasser eingesaugt (in cm³) Auf 1000 cm² in 1 Stunde	*Sanguisorba offic.* hat Wasser eingesaugt (in cm³) Absolut	*Sanguisorba offic.* hat Wasser eingesaugt (in cm³) Auf 1000 cm² in 1 Stunde
9 U. 30 M. — 10 U. 30 M.	1,2	2,73	1,3	1,6
1 Uhr	0,9	2,73	0,6	1,0
4 Uhr 30 Min.	1,2	1,6	1,05	0,73
Im ganzen	3,3	15,0	2,95	6,4
Oberfläche	220 cm²		460 cm²	

Veronica incana hat im ganzen mehr als zweimal soviel Wasserdampf ausgeschieden.



I. *Veronica incana.* II. *Sanguisorba offic.*

Gleichsinnige Ergebnisse lieferten im zweiten Versuche auch *Phlomis pungens* und *Ajuga Laxmanni.* Wie läßt sich nun diese Tatsache erklären?

Die Größe der Transpiration setzt sich aus zwei Faktoren zusammen: aus der kutikularen und der stomatären Transpiration. Die äußeren Faktoren wirken nicht in gleichem Maße auf sie ein. So führt z. B. die Zunahme der Trockenheit stets zur Steigerung der ersteren, die zweite aber, d. h. die stomatäre Transpiration, kann nicht nur auf derselben Größe bleiben, sondern sogar gänzlich aufhören, sobald die Transpiration zu stark wird und die Spaltöffnungen sich schließen.

Die Stärke und die Richtung der zweiten Reaktion sind bei verschiedenen biologischen Typen verschieden und hängen davon ab, in welchem Maße die Spaltöffnungen geschützt sind. Da aber außerdem die stomatäre Transpiration bedeutend größer ist als die kutikulare, so kann es vorkommen, daß eine schwach geschützte Pflanze, weil sie nur über eine und dabei gerade über die schwächere Art der Transpiration verfügt, einen niedrigeren Wert aufweisen wird.

Nur auf diese Weise können die zwei letzten Versuche erklärt werden, in welchen *Aristolochia Clematitis* und *Sanguisorba officinalis* eine geringere Transpiration aufwiesen als *Aster villosus* und *Veronica incana.* Bei den zwei ersten waren die Spaltöffnungen geschlossen, bei den letzteren dagegen geöffnet, was auch mikroskopisch festgestellt worden ist.

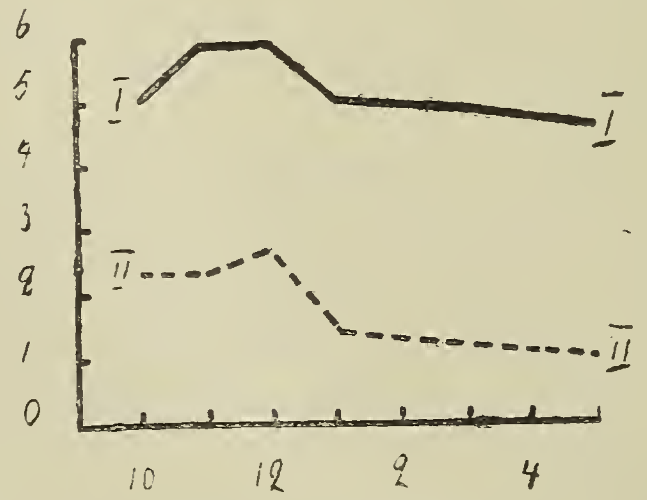
Von einer derartigen Vorstellung über die Bedeutung der Spaltöffnungen für die Transpiration ausgehend, können wir uns einen solchen Fall vorstellen, wo die Transpiration ein und derselben Pflanze in einer verhältnismäßig feuchten Atmosphäre größer sein wird, als in einer trockenen. Zu diesem Zwecke wäre es nötig, daß im ersten Falle die Spaltöffnungen genügend weit geöffnet und die Transpiration nicht zu stark herabgesetzt wären; im zweiten Falle müßten aber die Spaltöffnungen entweder vollkommen oder beinahe vollkommen geschlossen sein. Die Werte und die Kurven der unten angeführten Versuche beweisen die Richtigkeit einer derartigen Auffassung.

Am 4. Juli. Von einer Wurzel wurden 2 Exemplare der *Ajuga Laxmanni* abgeschnitten; das eine stand auf der Steppe, das andere in der Grube.

Zeit	Steppe		Grube	
	Absolut	Auf 1000 cm² in 1 Stunde	Absolut	Auf 1000 cm² in 1 Stunde
9–10 Uhr	0,8	2,4	0,6	5,0
11 „	0,8	2,4	0,7	5,8
12 „	0,9	2,7	0,7	5,8
1 „	0,5	1,5	0,6	5,0
5 „	1,4	1,05	1,2	4,2
Im ganzen	4,4	10,5	3,8	26,2
Oberfläche	330 cm²		120 cm²	

Auf eine gleichgroße Blattoberfläche berechnet, hat das in feuchter Atmosphäre gestandene Exemplar 2,5mal soviel Wasserdampf ausgeschieden als dasjenige, welches sich in trockener Atmosphäre befand.

Wollen wir die Kurven konstruieren.

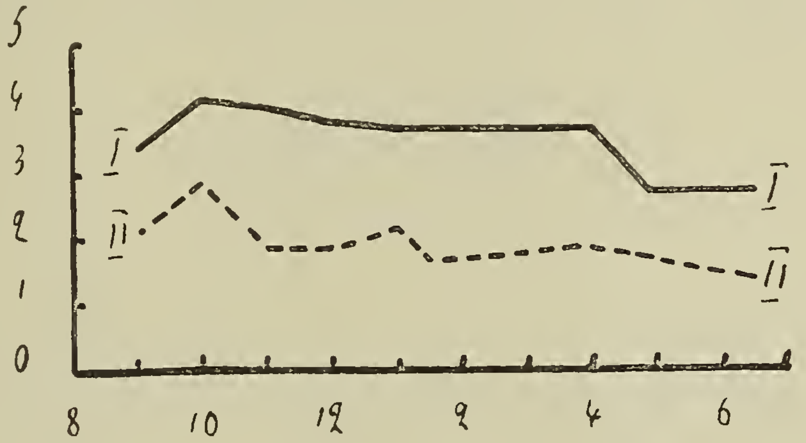


I. Grube. II. Steppe.

Analoge Ergebnisse liefert auch *Centaurea orientalis.*

Am 3. Juli.

Zeit	Steppe		Grube	
	Absolut	auf 1000 cm^2 in 1 Stunde	Absolut	auf 1000 cm^2 in 1 Stunde
8–9 Uhr	0,4	2,22	1,1	3,3
10 „	0,5	2,8	1,4	4,2
11 „	0,35	1,94	1,35	4,05
12 „	0,35	1,94	1,25	3,75
1 „	0,4	2,22	1,2	3,6
1 Uhr 30 Min.	0,15	1,66	0,6	3,6
3 „ 50 „	0,75	1,8	2,9	3,6
4 „ 50 „	0,3	1,66	0,9	2,7
6 „ 30 „	0,4	1,4	1,5	2,7
Im ganzen	3,6	17.64	12,2	31,5
Oberfläche	180 cm^2		330 cm^2	

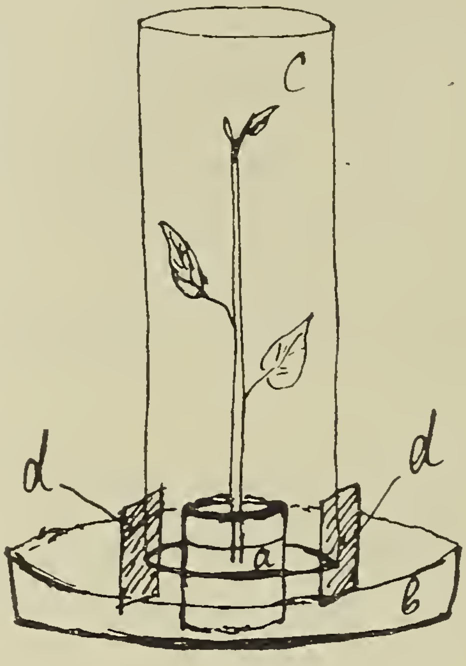


I. Grube. II. Steppe.

Die Ursache der Transpirationsteigerung in feuchter Atmosphäre war in beiden Fällen das Öffnen der Spaltöffnungen.

Noch deutlicher treten die gegenseitigen Beziehungen zwischen der Transpiration und der Luftfeuchtigkeit in den im Sommer des Jahres 1911 im Gouvernement Nowgorod von mir angestellten Versuchen hervor.

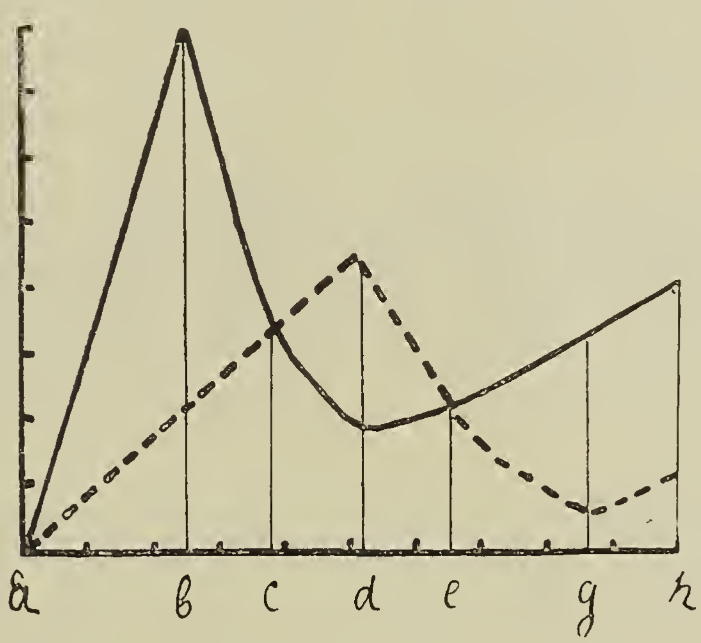
Junge Triebe mit noch nicht ganz entwickelten Blättern wurden in ein mit Stanniol bedecktes Gefäß gebracht. Sobald sie sich nach einigen Tagen eingewurzelt hatten, wählte ich zum Versuche mehrere gleichentwickelte Exemplare. Das Gefäß wurde mit Hilfe eines zerschnittenen Pfropfens, das mit zwei Löchern versehen war, verschlossen: durch das eine Loch wurde der Stengel des Triebes geschoben und der Zwischenraum mit Stanniol verstopft; durch das zweite, das gewöhnlich geschlossen blieb, wurde die Pflanze begossen. Die Menge des verdunsteten Wassers wurde durch Wägung bestimmt. Der Versuch dauerte 2½—4 Wochen. Die Gefäße mit den Pflanzen (a) wurden auf breite Schalen (b) gestellt und alle Exemplare mit hohen durchsichtigen Zylindern (c) bedeckt, wobei die Ränder der letzteren den Boden der Schalen nicht berührten, sondern sich auf zwei enge Brettchen (d) stützten; auf diese Weise war die Möglichkeit eines freien Luftwechsels mit der äußeren Atmosphäre gegeben. Verschiedener Feuchtigkeitsgrad wurde auf folgende Weise erzielt: Nr. 1 — auf den Boden der Schale wurde Wasser gegossen, die Wand des Zylinders (c) von der Schattenseite von innen mit Löschpapier belegt, dessen Ende ins Wasser herabhing; ein fortwährender Wasserstrom lief von oben nach unten den Papierstreifen entlang; Nr. 2 — genau in derselben Weise wie Nr. 1, nur mit dem Unterschiede, daß der fortwährende Wasserstrom fehlte; Nr. 3 — wie oben, nur das Löschpapier blieb aus; um eine gleichmäßige Beleuchtung zu erzielen, wurde die hintere Wand des Zylinders von außen mit Papier umwickelt, diese Maßnahme wurde auch in den folgenden Versuchen beibehalten; Nr. 4 — auf die Schale wird kein Wasser mehr gegossen; Nr. 5 — wie Nr. 4, aber außerdem wurde unter den Zylinder Kalziumchlorid gelegt, um die Luft fortwährend trocken zu erhalten.



Die Resultate der Versuche sind in der nachstehenden Tabelle zusammengefaßt.

Feuchtigkeitsgrad	*Helianthus annuus*		*Pisum sativum*		*Vicia Faba*		*Polygonum Fagopyrum*	
	hat Wasser verdunstet (in gr)	auf 1 gr d. Trockengewichtes	hat Wasser verdunstet (in gr)	auf 1 gr d. Trockengewichtes	hat Wasser einges. (in gr)	auf 1 gr d. Trockengewichtes	hat Wasser verdunstet (in gr)	auf 1 gr d. Trockengewichtes
1	25,2	74	—	—	42	44,7	—	—
2	33,9	68	12,1	40	—	—	—	—
3	127,5	220	28,9	220	228	226	38,9	275
4	49,1	90	26,9	117	84,7	89,2	34,5	314
5	—	—	16,8	78	—	—	12,2	203

Bei allen Pflanzen ruft die Zunahme der Lufttrockenheit anfangs eine Steigerung der Transpiration hervor, späterhin tritt ein jäher Umschwung ein und schließlich, trotzdem die Lufttrockenheit außerordentlich zugenommen hat, wird die Transpiration stark herabgesetzt. Auf Grund dieser Beobachtung können wir uns den Verlauf der Kurve folgendermaßen vorstellen. Anfänglich, wenn die Spaltöffnungen geöffnet sind, wird die Kurve bei zunehmender Wirkung der die Transpiration steigernden Faktoren steil aufwärts steigen. Dies dauert so lange, bis die Pflanze nicht mehr imstande ist, den Blättern eine genügende Wassermenge zuzuführen; hier tritt ein Umschwung ein, und infolge des Spaltenverschlusses sinkt letztere so lange, bis die stomatäre Transpiration gänzlich eingegangen ist. Ein neues ziemlich gleichmäßiges Aufsteigen der Kurve ist schon ausschließlich auf Rechnung der kutikularen Transpiration zu setzen. Weder der Moment des Umschwunges, noch die maximale Höhe der Kurve werden bei den verschiedenen biologischen Typen übereinstimmen. Eine Pflanze mit verhältnismäßig schwach ausgebildeten Schutzvorrichtungen wird einen frühzeitigen Umschwung aufweisen und ihre Kurve wird schneller das Minimum erreichen. Dabei kann es vorkommen, daß, während eine Pflanze von diesem Typus ihre Spaltöffnungen schon völlig geschlossen und das Minimum erreicht haben wird, bei einer Pflanze mit gut ausgebildeten Schutzeinrichtungen die Spaltöffnungen noch weit geöffnet bleiben, also die maximale Transpiration bestehen wird, die, wie wir es schon in den oben erwähnten Versuchen gesehen haben, die Transpiration der ersteren bedeutend übertreffen wird.

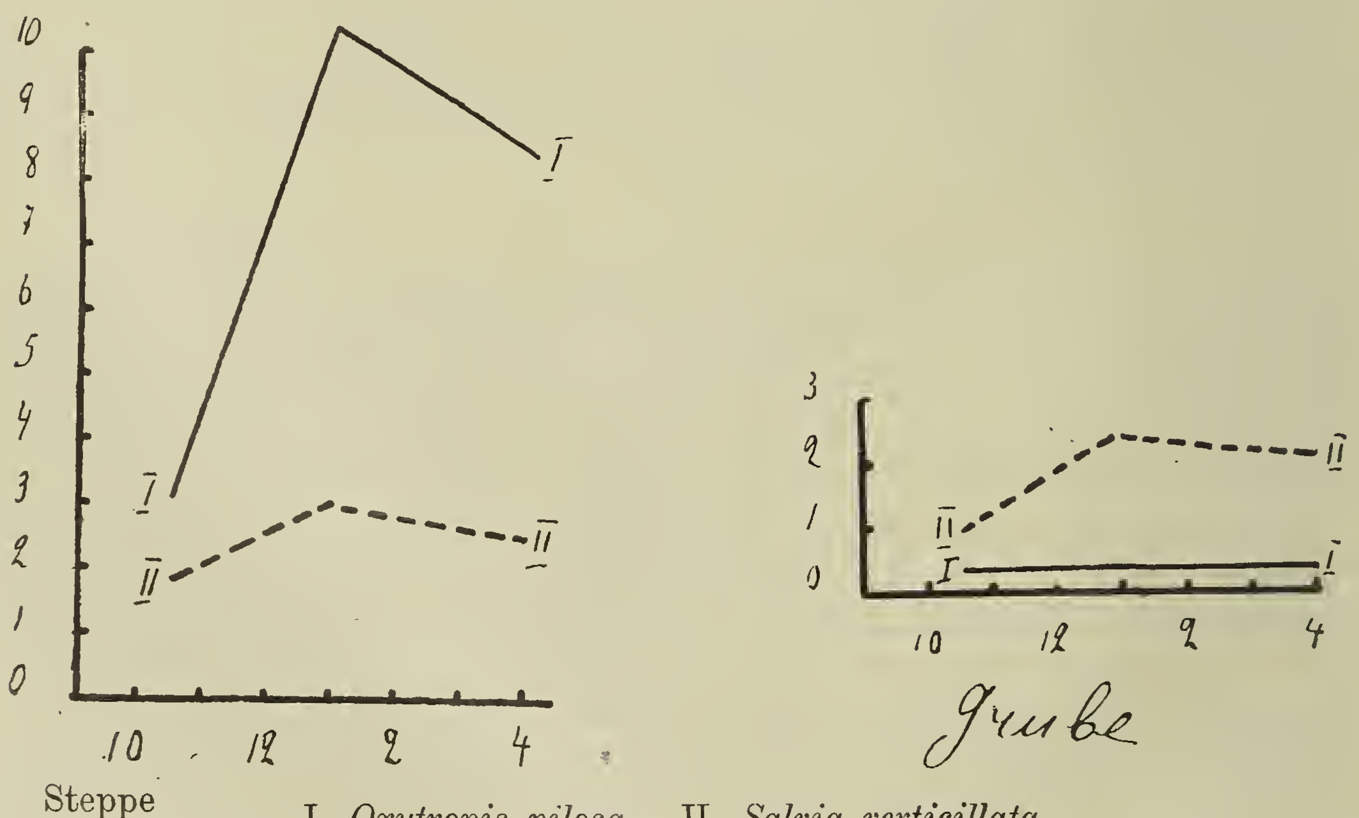


Versuchen wir diese Verhältnisse graphisch darzustellen. Auf die Ordinate tragen wir die Größe der Transpiration, auf die Abszisse die Wirkung der die Transpiration steigernden Faktoren auf. Die Kurve der Pflanze mit schwach ausgebildeten Schutzeinrichtungen ist durch die unterbrochene Linie dargestellt, und die Größe ihrer Transpiration im gegebenen Moment mit „x“ bezeichnet; die Kurve der Pflanze mit gut geschützten Spaltöffnungen ist durch die punktierte Linie angedeutet und die Größe ihrer Transpiration mit „y“ bezeichnet. Auf der Strecke zwischen „a“ und „c“, „e“ und „h“ $x > y$; zwischen „c“ und „e“ $x < y$; in den Punkten „c“ und „e“ $x = y$. Dabei werden die Größen „x“ und „y“ bedeutend schwanken, also mit wenigen Ausnahmen auch die Beziehungen nicht konstant bleiben. Dadurch können die beiden ersten Versuche erklärt werden, in welchen die Größe der Transpiration davon abhing, unter welchen Bedingungen der Versuch angestellt wurde und in welchem Maße die Spaltöffnungen geschützt waren. Ich werde noch zwei Beispiele anführen.

Am 7. Juni.

Zeit	*Salvia verticillata*				*Oxytropis pilosa*			
	Steppe		Grube		Steppe		Grube	
	hat Wasser eingesaugt (in cm³)				hat Wasser eingesaugt (in cm³)			
	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.
8 U. 30 M.—10 U. 30 M.	1,5	1,85	0,6	0,96	0,9	3,2	0,2	0,37
1 Uhr	3,2	3,15	1,8	2,3	3,6	10,3	0,2	0,3
4 „	2,9	2,46	2,0	2,1	3,4	8,43	0,3	0,37
Im ganzen	7,6	18,7	4,4	13,4	7,9	56,4	0,7	2,58
Oberfläche	406 cm²		314 cm²		140 cm²		270 cm²	

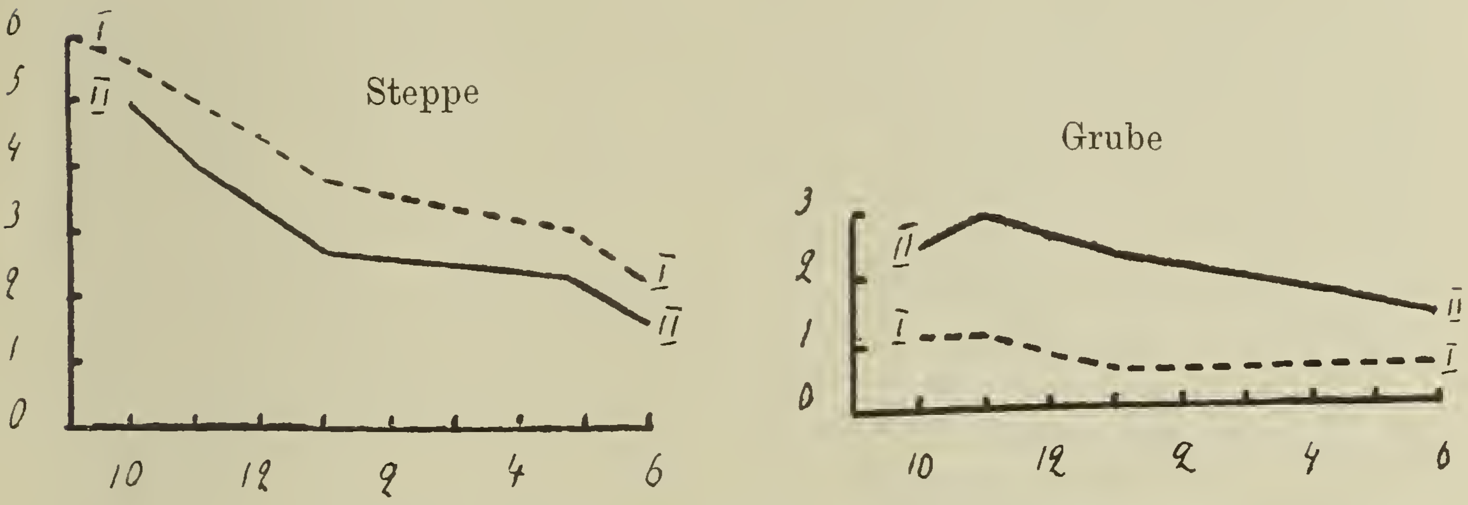
Wenn wir die Größe der Transpiration der auf der Steppe hingestellten Exemplare der *Salvia verticillata* und *Oxytropis pilosa* miteinander vergleichen, so erhalten wir das Verhältnis 1 : 3, in der Grube aber 5,2 : 1. Wollen wir die Kurven konstruieren.



I. *Oxytropis pilosa.* II. *Salvia verticillata.*

Am 13. Juni. *Hieracium echioides* und *Cichorium Inthybus* ergaben vollkommen analoge Resultate.

Zeit	*Hieracium echioides*				*Cichorium Inthybus*			
	Grube		Steppe		Grube		Steppe	
	hat Wasser eingesaugt (in cm³)				hat Wasser eingesaugt (in cm³)			
	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.
9—10 Uhr	0,9	5,6	0,2	1,14	2,25	4,5	0,75	2,5
11 „	0,8	5,0	0,2	1,14	2,05	4,1	0,9	3,0
12 „	0,65	4,06	0,15	0,86	1,7	3,4	0,8	2,7
1 „	0,6	3,75	0,1	0,57	1,3	2,6	0,7	2,3
4 Uhr 20 Min.	1,6	3,0	0,35	0,6	4,1	2,46	1,7	1,7
5 „ 50 „	0,55	2,25	0,15	0,57	1,3	1,72	0,6	1,3
Im ganzen	5,1	31,9	1,15	6,57	12,7	25,4	5,45	18,2
Oberfläche	160 cm²		175 cm²		500 cm²		300 cm²	



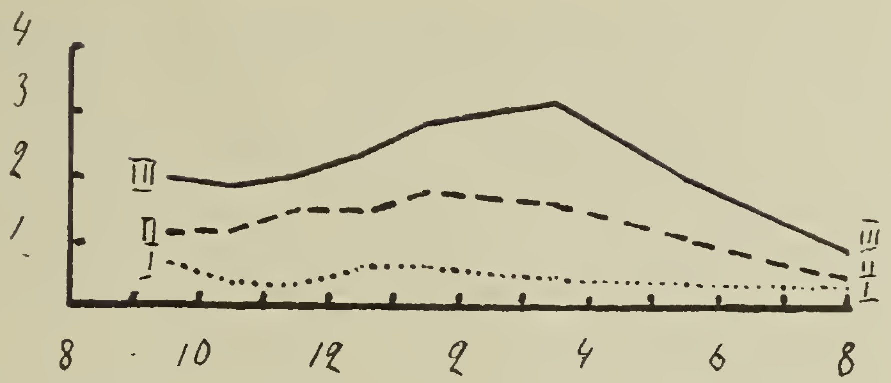
I. *Hieracium echioides.* II. *Cichorium Intibus.*

Alle oben beschriebenen Versuche bestätigen in gleichem Maße, daß die unter willkürlichen Bedingungen erhaltene Größe der Transpiration niemals als Maßstab der Geschütztheit einer Pflanze dienen kann. Ich muß hier darauf hinweisen, daß ich unter dem Ausdruck „Geschütztheit“ das Vorhandensein von Schutzeinrichtungen gegen zu starke Transpiration verstehe. Schon aus den Arbeiten von Brown und Escombe ist es bekannt, was für eine wichtige Rolle die Spaltöffnungen der meisten Pflanzen bei der Aufnahme der Kohlensäure spielen. Infolge des geringen Prozentgehaltes der Kohlensäure in der Luft ist die durch die Kutikula diffundierende Menge außerordentlich geringfügig, weswegen auch das Öffnen der Spaltöffnungen, das eine direkte Kommunikation zwischen dem Mesenchim und der äußeren Atmosphäre schafft, unentbehrlich wird. Aber dabei stellt sich eine sekundäre Erscheinung ein und zwar die Abgabe des Wassers durch die geöffneten Spaltöffnungen. Wenn der Bedarf der Pflanze an Wasser nicht befriedigt werden kann, so ist sie genötigt, ihre Spaltöffnungen zu schließen, und folglich wird der Gaswechsel beinahe gänzlich aufgehoben. Auf Grund dieser Tatsache müssen wir diejenige Pflanze für die am besten geschützte halten, welche bei möglichst geringer Wasserabgabe ihre Spaltöffnungen geöffnet erhalten kann. Auch durch die äußeren Wandungen der Epidermiszellen kann die Aufnahme und Abgabe der Gase stattfinden, so daß wir, um uns allgemeiner auszudrücken, sagen dürfen, daß diejenige Pflanze am besten geschützt ist, welche das Maximum ihres Gaswechsels bei möglichst geringem Wasserverlust erreicht. Da aber die stomatäre Transpiration die kutikulare um das Vielfache übertrifft (so schwankte die letztere in meinen Versuchen zwischen 0,5—1,5 gr in 1 Stunde und auf 1000 cm² der Blattoberfläche berechnet, während die erstere 10—14 gr betrug, wobei eine maximale Einwirkung der die Transpiration steigernden Faktoren beobachtet wurde), so können wir die kutikulare Transpiration unberücksichtigt lassen, weil eine so geringe Wassermenge in den Lebensbedingungen der Pflanzen, mit denen ich zu arbeiten hatte, stets von dem Substrat geliefert werden kann und für alle Pflanzentypen minimal ist; als Maß der Geschütztheit kann aber die Fähigkeit der Pflanze dienen, bei weit geöffneten Spaltöffnungen eine möglichst geringe Wassermenge zu verlieren. Auf eine derartige Definition kann man erwidern, daß bei verschieden gebauten Pflanzen die Intensität des Gaswechsels sogar dann gleich groß sein kann, wenn ihre Spaltöffnungen verschieden weit geöffnet sind. Aber wenn wir die Frage von diesem Standpunkt aus betrachten, ohne über entsprechende Versuchsergebnisse zu verfügen, gelangen wir in ein Chaos von Vermutungen. So kann man z. B. auf die oben angeführte Erwiderung bemerken, daß das Optimum des Gaswechsels, d. h. die zur Vollendung des Vegetationszyklus notwendige Menge der Kohlensäure, auch nicht immer gleichgroß ist usw. bis ins Unendliche fort. Das einzige, was uns übrig bleibt — ist einzusehen, daß die größte Öffnungsweite der Spaltöffnungen der Energie der Ernährung am meisten beiträgt; der geringe Wasserverlust aber zeugt von der Fähigkeit der Pflanze, sich besser gegen zu starke Transpiration zu schützen. Andererseits führt eine ungenügende Versorgung der Pflanze mit Wasser stets zum Spaltenverschluß, und diejenige von den Pflanzen, welche dabei die geringste Transpiration aufweist, muß auch für die widerstandsfähigste gelten.

Um das Gesagte durch Beispiele zu illustrieren, werde ich einige Versuche anführen.

Am 5. Juni. Soweit es sich bestimmen ließ, waren die Spaltöffnungen aller Pflanzen geschlossen.

Zeit	*Centaurea orientalis*		*Coronilla varia*		*Salvia verticillata*	
	haben Wasser eingesaugt (in cm³)					
	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.
$8^{1}/_{2}-9^{1}/_{2}$ Uhr	0,3	0,57	0,4	1,2	1,0	2,0
$10^{1}/_{2}$ Uhr	0,2	0,38	0,4	1,2	0,9	1,8
$11^{1}/_{2}$ „	0,2	0,38	0,5	1,5	1,0	2,0
$12^{1}/_{2}$ „	0,3	0,57	0,5	1,5	1,2	2,4
$1^{1}/_{2}$ „	0,3	0,57	0,6	1,8	1,4	2,8
$3^{1}/_{2}$ „	0,5	0,48	1,1	1,65	3,2	3,2
$5^{1}/_{2}$ „	0,4	0,38	0,8	1,2	1,9	1,9
$7^{1}/_{2}$ „	0,3	0,29	0,3	0,45	0,9	0,9
Im ganzen	1,7	3,24	4,8	14,4	11,5	23,0
Oberfläche	524 cm²		330 cm²		500 cm²	

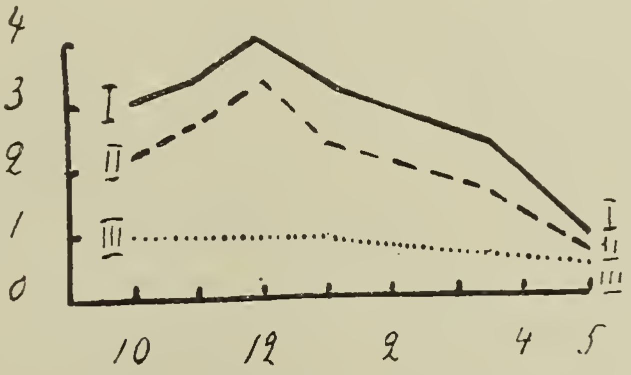


I. *Centaurea orientalis.* II. *Coronilla varia.* III. *Salvia verticillata.*

Also, da alle Pflanzen durchwegs geschlossene Spaltöffnungen hatten, so können wir sagen, daß bei ungenügender Wasserzufuhr von den drei Pflanzen *Centaurea orientalis* die größte Widerstandsfähigkeit aufweist, da sie durch die kutikulare Transpiration am wenigsten Wasser verliert; darauf folgt *Coronilla varia* und zuletzt erzt *Salvia verticillata.* Im ganzen beträgt der Wasserverlust während eines Tages auf 1000 cm² berechnet: für *Centaurea orientalis* — 3,24 gr, für *Coronilla varia* 14,4 gr und endlich für *Salvia verticillata* — 23 gr, woraus sich das Verhältnis 1 : 4, 4 : 7,1 ergibt.

Am 9. Juni. Alle Pflanzen befanden sich in feuchter Atmosphäre und ihre Spaltöffnungen waren geöffnet.

Zeit	*Ajuga Laxmanni*		*Sanguisorba offic.*		*Phlomis pungens*	
	haben Wasser eingesaugt (in cm³)					
	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.
9—10 Uhr	1,1	2,1	1,1	3,0	0,3	1,0
11 Uhr	1,4	2,7	1,2	3,3	0,3	1,0
12 ,,	1,7	3,3	1,4	4,0	0,3	1,0
1 ,,	1,3	2,5	1,2	3,3	0,3	1,0
$3^{1}/_{2}$,,	2,1	1,6	2,2	2,44	0,5	0,7
5 ,,	0,4	0,5	0,5	0,92	0,3	0,7
Im ganzen	8,0	15,4	7,6	21,1	3,7	12,7
Oberfläche	520 cm²		360 cm²		290 cm²	



I. *Sanguisorba officinalis* II. *Ajuga Laxmanni* III. *Phlomis pungens.*

Indem wir die unter gleichen Bedingungen für alle untersuchten Pflanzen erhaltenen Größen der Transpiration in Betracht nehmen, können wir, nach der Fähigkeit dieser Pflanzen, sich gegen eine zu starke Transpiration zu schützen, folgende Reihe von Typen zusammenstellen: *Phlomis pungens, Ajuga Laxmanni* und *Sanguisorba officinalis.* Sowohl diese Reihe als auch die Reihe des vorhergehenden Versuches stimmen vollkommen mit dem überein, was sich aus den Beobachtungen der Natur und aus dem Studium des Baues der Pflanzen ersehen läßt. In beiden Fällen ist der xerophile Charakter bei den ersten Gliedern der Reihe stärker ausgeprägt als bei den übrigen.

Eine derartige Kontrolle der zur Orientierung dienenden Versuche, wie die von mir angestellten es waren, ist von größter Wichtigkeit. Eine vollständige Übereinstimmung der Ergebnisse bei der Untersuchung solcher scharf ausgeprägter Typen kann die Richtigkeit der Methode am besten bestätigen.

Besonders interessante Resultate erhält man, wenn man Pflanzen mit gleich weit geöffneten Spaltöffnungen untersucht und sie der stärksten Einwirkung der die Transpiration steigernden äußeren Einflüsse aussetzt. Solche Versuche geben uns die Möglichkeit, genauer festzustellen, bei welchen biologischen Pflanzentypen die Schutzeinrichtungen entschiedener ausgeprägt sind. So ergab z. B. ein Versuch unter Beibehaltung der oben erwähnten Bedingungen folgende Resultate:

	In 1 Stunde Wasser eingesaugt	Dasselbe auf 1000 cm^2
Phlomis pungens	1,65	5,3
Marrubium praecox	1,0	6,7
Lavathera thuringiaca	5,3	11,28
Senecio Doria	5,9	14,0

In einem andern Falle betrug die Größe der Transpiration auf 1000 cm^2 der Blattoberfläche berechnet bei *Phlomis pungens* — 3,2 gr, bei *Ajuga Laxmanni* — 5,5 gr, bei *Campanula glamerata* — 9 gr.

Also kann die Größe der Transpiration bei gleichem Zustand der Spaltöffnungen als ein Kriterium dessen dienen, in welchem Maße den Pflanzen der xerophile Charakter eigen ist. Das Minimum der Transpiration weist unter diesen Bedingungen auf das Maximum der Geschütztheit einer Pflanze hin.

Zu denselben Schlüssen führt uns auch das vergleichende Studium der Kurven. Wie man es aus den zwei letzten Versuchen ersieht, ist die Fähigkeit der Pflanzen, unter energischer Einwirkung der äußeren Faktoren ihre Transpiration zu erhöhen, den verschiedenen biologischen Typen nicht in gleichem Maße eigen; folglich werden sie auch einen verschiedenen Verlauf des auf- und absteigenden Schenkels zeigen. Schwach geschützte Pflanzen werden eine stärkere Transpiration aufweisen und eine steilere Kurve ergeben. Eine andere Eigentümlichkeit im Verlauf der Kurve wird in dem ungleichzeitigen Eintritt ihres jähen Absteigens bestehen, das, wie schon oben erwähnt worden ist, zufolge einer zu starken, den Spaltenverschluß mit sich führenden Transpiration stattfindet. Infolgedessen werden die Pflanzen des xerophilen Typus während des Tages entweder gar kein, oder ein verspätetes und unbedeutendes Sinken ihrer Kurve aufweisen.

Wenn wir eine ganze Reihe von Kurven für Pflanzen verschiedener Typen einer Prüfung unterziehen, so werden wir imstande sein, nach ihrem Verlaufe festzustellen, in welchem Maße die Spaltöffnungen dieser Pflanzen geschützt sind.

Ich will jetzt 7 in verschiedener Zeit erhaltenen Kurven für die so schön durch ihre Behaarung geschützte *Veronica incana* konstruieren. Die nachstehenden Zahlengrößen sind auf 1 Stunde und 1000 cm² berechnet.

No. 1.

$9^1/_2$—$10^1/_2$ Uhr	0,53 gr
1 Uhr	1,6 „
6 „ 30 Min.	0,67 „
7 „ 45 „	0.53 „

No. 2.

$8^1/_2$—$9^1/_2$ Uhr	0,26 gr
11 Uhr 30 Min.	2,73 „
1 „	2,73 „
4 „ 30 „	1,6 „

No. 3.

8—9 Uhr	3 gr
10 Uhr	4,3 „
11 „	4,8 „
1 „	4,5 „
4 „	3,2 „
5 Uhr 40 Min.	2,2 „
7 „ 40 „	1,36 „

No. 4.

8 – 9 Uhr	1,5 gr
10 „	2,15 „
11 „	3,2 „
1 „	3,7 „
4 „	3,2 „
5 „ 40 Min.	2,4 „
7 „ 40 „	1,2 „

No. 5.

8 Uhr 25 Min. bis 9 Uhr 25 Min.	2,95 gr
10 Uhr 25 Min.	3,2 „
11 „ 35 „	3,5 „
12 „ 35 „	2,35 „
1 „ 5 „	2,35 „
5 „ 5 „	1,9 „

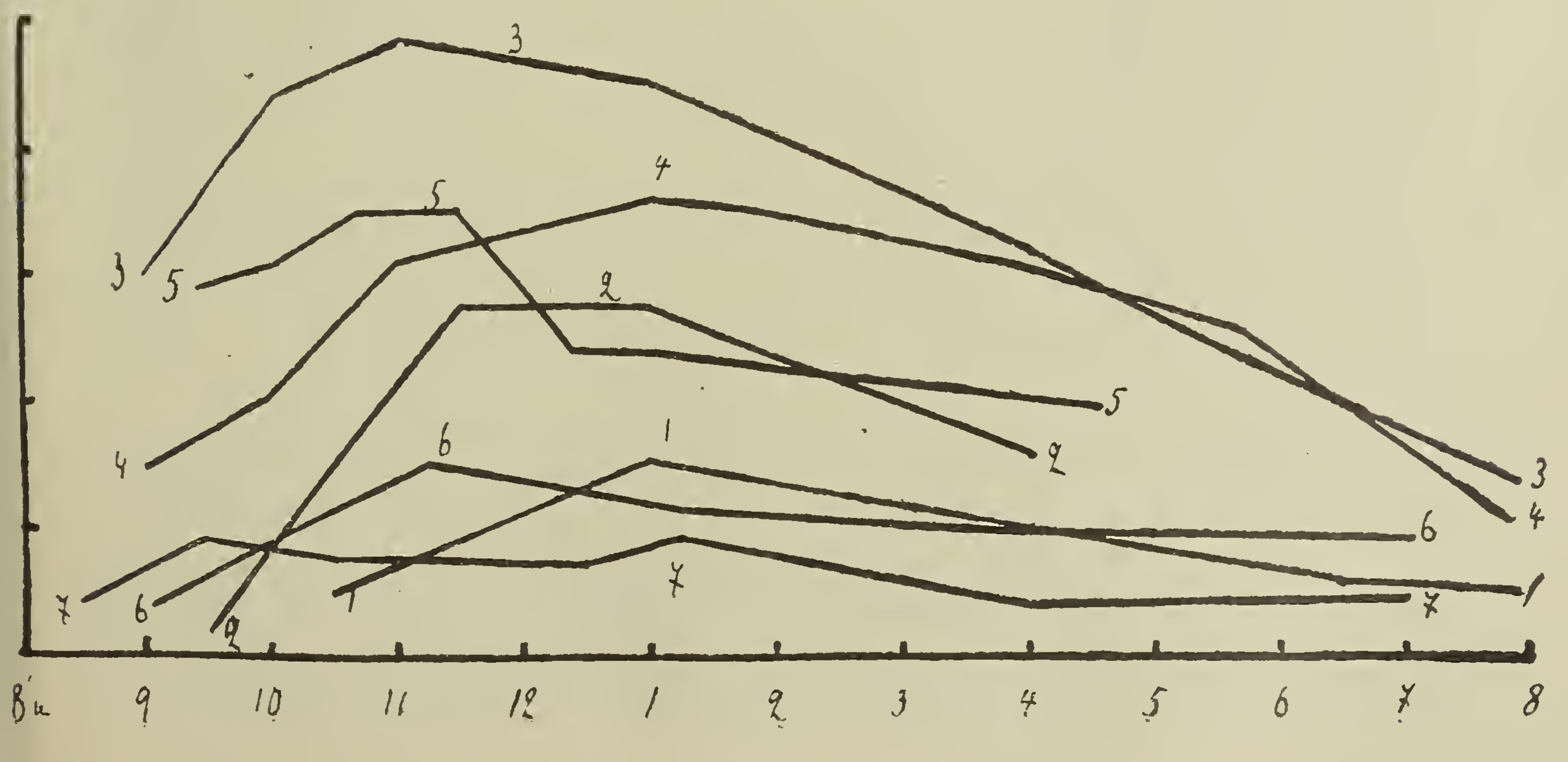
No. 6.

8 Uhr 15 Min. bis 9 Uhr 15 Min.	0,45 gr
10 Uhr 15 Min.	1,0 „
11 „ 15 „	1,5 „
12 „ 15 „	1,25 „
1 „ 15 „	1,25 „
5 „ 25 „	1,0 „
6 „ 55 „	0,85 „

No. 7.

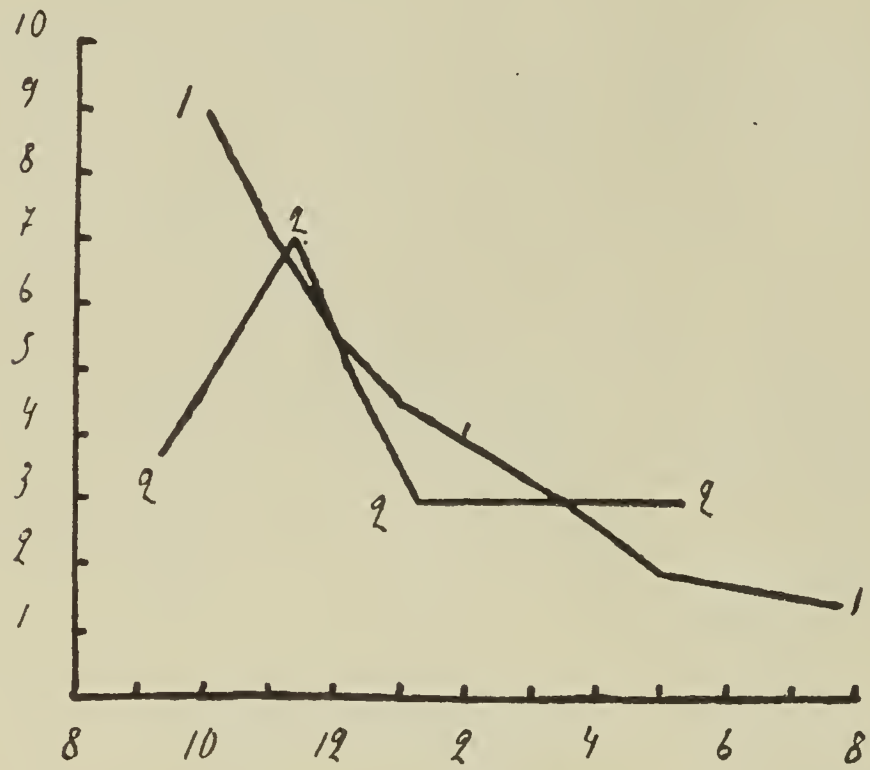
8—$8^1/_2$ Uhr	0,45 gr
$9^1/_2$ „	0,9 „
$10^1/_2$ „	0,7 „
$11^1/_2$ „	0,7 „
$12^1/_2$ „	0,7 „
$1^1/_4$ „	0,9 „
4 „	0,45 „
5 „	0,45 „
7 „	0,5 „

Wenden wir uns jetzt den Kurven zu.



Die Kurven zeichnen sich aus: 1) durch ihre unbedeutende Höhe; 2) durch einen abschüssigen Verlauf; 3) entweder durch ein schwach ausgedrücktes oder gänzlich fehlendes Absteigen während des Tages.

Gehen wir nun zu den Kurven der Pflanzen des mesophilen Typus über, die keine speziellen Schutzeinrichtungen besitzen. Betrachten wir zuerst, wie die Transpiration in einer verhältnismäßig trockenen Atmosphäre vor sich geht.



Campanula glomerata.

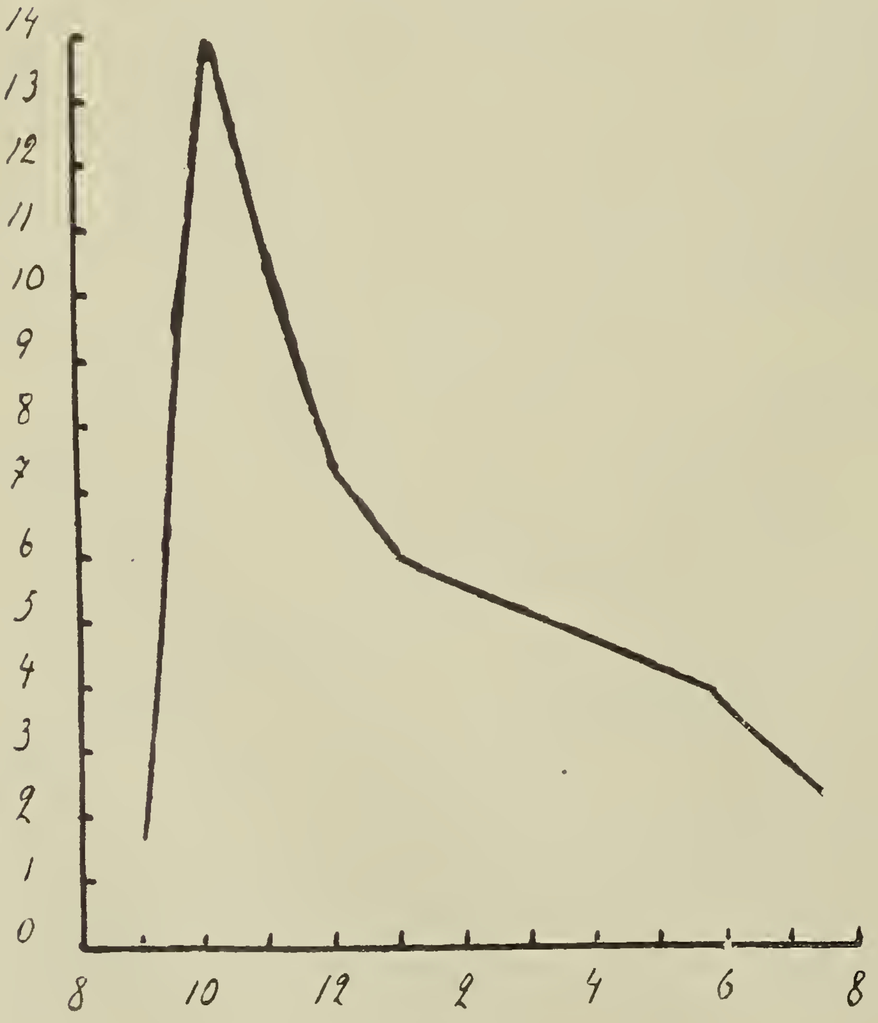
Campanula glomerata.

No. 1.

9—10 Uhr	9,0 gr
11 Uhr	7,0 ,,
12 ,,	5,5 ,,
1 ,,	4,5 ,,
$3^1/_2$,,	3,0 ,,
5 ,,	1,8 ,,
7 Uhr 40 Min.	1,5 ,,

No. 2.

$8^1/_4—9^1/_4$ Uhr	3,7 gr
$10^1/_4$ Uhr	4,35 ,,
$11^1/_4$,,	7 ,,
$12^1/_4$,,	4,8 ,,
$1^1/_4$,,	3,0 ,,
5 Uhr 25 Min.	3,0 ,,



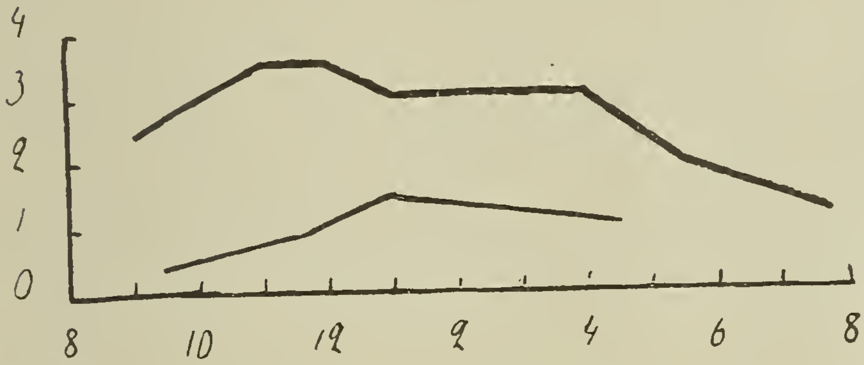
Senecio Doria.

Senecio Doria.

8—9 Uhr	1,7 gr
10 Uhr	14 ,,
11 ,,	10,4 ,,
12 ,,	7,4 ,,
1 ,,	6,0 ,,
3 ,, 45 Min.	4,7 ,,
4 ,, 45 ,,	3,3 ,,
5 ,, 45 ,,	3,8 ,,
7 ,, 30 ,,	2,2 ,,

Hier haben die Kurven einen ganz anderen Charakter: 1) die von ihnen erreichte Höhe übertrifft um das Vielfache die Höhe des vorhergehenden Typus; 2) ihr Verlauf zeichnet sich durch bedeutende Steilheit aus; 3) endlich ist für sie ein jähes Absteigen gegen die Mitte des Tages, wenn die Transpirationsverhältnisse besonders gesteigert sind, charakteristisch.

Alle diese Eigenschaften der Kurven hängen mit dem Fehlen jeglicher spezieller, die stomatäre Transpiration herabsetzender Schutzeinrichtungen zusammen. Darin liegt der Grund, weshalb die Kurve dieser Pflanzen bei geöffneten Spaltöffnungen besonders hoch steht und weshalb diese Pflanzen so außerordentlich fein auf die Veränderungen der äußeren Einflüsse reagieren. Endlich geht ihre Transpiration bei so starker Wasserabgabe schneller in eine ausgiebige über; infolgedessen tritt der Spaltenverschluß früher ein und die entsprechende Kurve steigt gegen die Mitte des Tages mehr oder weniger steil herab. Andere Resultate erhalten wir, wenn wir diese Pflanzen in feuchte Atmosphäre hineinbringen.



Campanula glomerata.

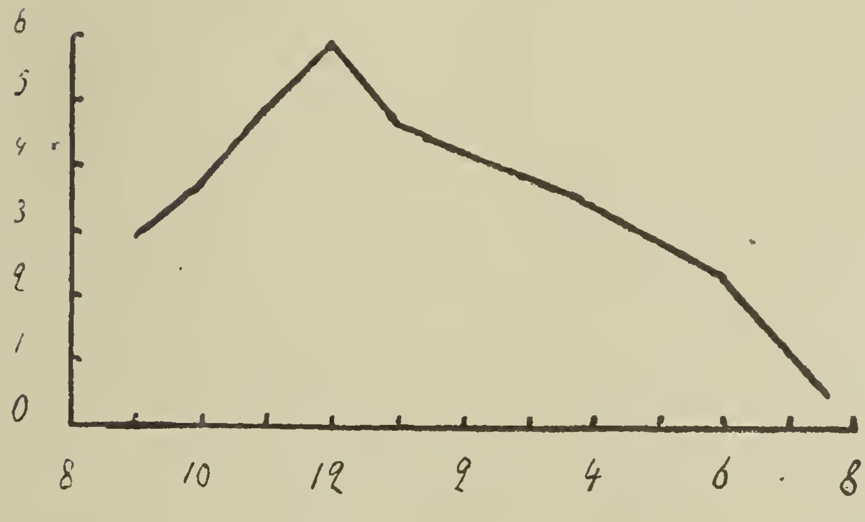
Campanula glomerata.

No. 1.

8½—9½ Uhr	0,3 gr
11½	0,8 ,,
1	1,5 ,,
4½	1,0 ,,

No. 2.

8—9 Uhr	2,4 gr
10 Uhr	3,0 ,,
11 ,,	3,5 ,,
12 ,,	3,5 ,,
1 ,,	3,0 ,,
4 ,,	3,0 ,,
5 ,, 40 Min.	1,9 ,,
7 ,, 40 ,,	1,2 ,,



Senecio Doria.

Senecio Doria.

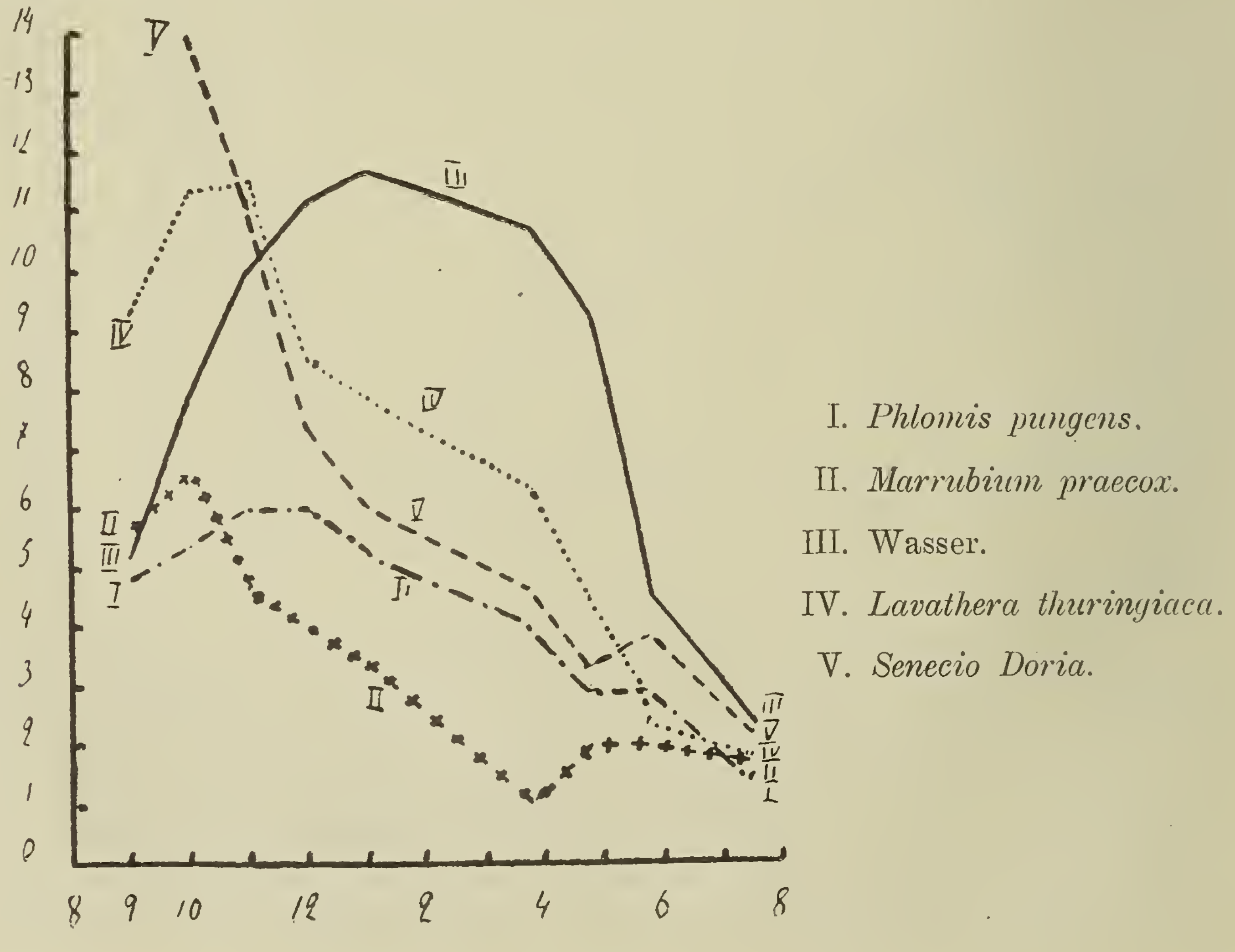
8—9 Uhr	2,9 gr
10 ,,	3,7 ,,
11 ,,	4,86 ,,
12 ,,	5,9 ,,
1 ,,	4,7 ,,
3¾ ,,	3,5 ,,
4¾ ,,	2,6 ,,
5¾ ,,	2,3 ,,
7½ ,,	0,5 ,,

In einer feuchten Atmosphäre erhalten wir für diese Pflanzen analoge Kurven, wie für *Veronica incana* in trockener Luft; 1) eine verhältnismäßig geringe Höhe; 2) kein steiler Verlauf und 3) entweder ein unbedeutendes Absteigen während des Tages oder gänzliches Fehlen desselben. Daraus kann man schließen, daß *Campanula glomerata* und *Senecio Doria* ebenso gut der feuchten Asmosphäre angepaßt sind, wie *Veronica incana* der trockenen, Wollen wir nun versuchen, unsere Schlußfolgerung praktisch anzuwenden. Vergleichen wir gleichzeitig den Verlauf der Kurven verschiedener biologischer Typen.

Am 16. Juni. Zu Beginn des Experimentes gab es stilles Wetter, aber gegen 10 Uhr morgens erhob sich ein ziemlich starker Wind und die Wärme der Sonnenstrahlen nahm erheblich zu. Gleichzeitig mit der Bestimmung der Pflanzentranspiration wurde auch die Verdunstung von der freien Wasseroberfläche gemessen.

Zeit	*Phlomis pungens*		*Marrubium praecox*		*Lavathera thuringiaca*		*Senecio Doria*		Wasser 200 cm^2	t^0
	haben Wasser eingesaugt (in cm^3)									
	Absolut	auf 1000 cm^2 in 1 Std.	Absolut	auf 1000 cm^2 in 1 Std.	Absolut	auf 1000 cm^2 in 1 Std.	Absolut	auf 1000 cm^2 in 1 Std.		
8—9 Uhr	1,5	4,84	0,85	5,67	4,4	9,36	0,7	1,67	5,2	24,3
10 Uhr	1,65	5,3	1,0	6,7	5,3	11,28	5,9	14,0	8,1	25,9
11 „	1,85	6,0	0,7	4,7	5,4	11,5	4,35	10,4	10,1	26,5
12 „	1,85	6,0	0,6	4,0	4,0	8,5	3,1	7,4	11,2	29
1 „	1,6	5,2	0,5	3,34	3,7	7,9	2,5	6,0	11,7	29,2
									in 1 Std.	
3 „ 45 M.	3,4	4,0	0,4	0,97	8,1	6,25	5,4	4,7	29,3/10,7	27,5
4 „ 45 „	0,9	2,9	0,3	2,0	2,1	4,5	1,4	3,3	9,1	27,1
5 „ 45 „	0,9	2,9	0,3	2,0	1,1	2,34	1,6	3,8	4,5	
7 „ 30 „	0,8	1,48	0,4	1,5	1,5	1,8	1,6	2,2	4,4/2,5	
Im Ganzen	14,6	46,5	6,05	40,3	36,5	77,66	26,5	63,1	99,6	
Oberfläche	310 cm^2		150 cm^2		470 cm^2		420 cm^2			

Die gegenseitigen Beziehungen treten besser bei der Betrachtung der Kurven hervor.



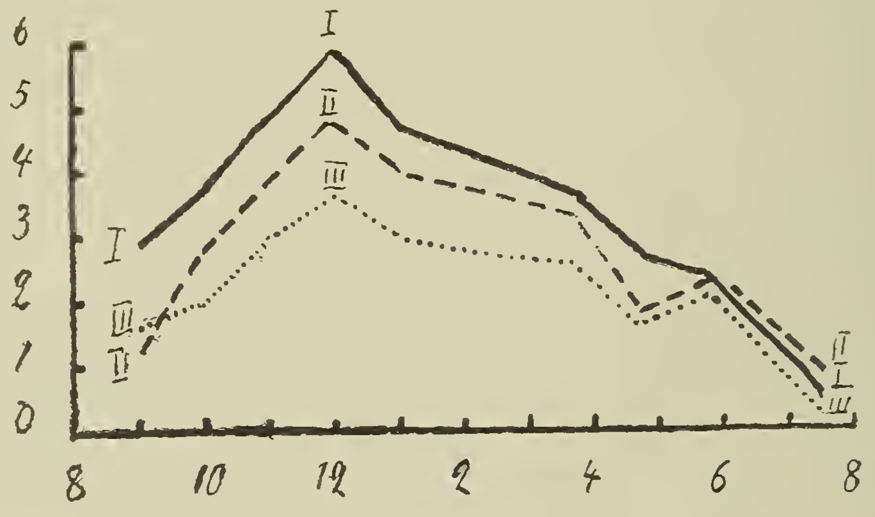
Bei der Analyse der Kurven werden wir von derjenigen Kurve ausgehen, welche die Transpiration von der freien Wasseroberfläche darstellt und deren Ordinaten im Vergleich zu den andern um das Fünffache abgekürzt sind. Hier erhalten wir eine Kurve, die gegen die Mitte des Tages, wenn die Wirkung der äußeren Einflüsse besonders stark wird, verhältnismäßig steil aufwärts steigt; nachdem die Kurve um 1 Uhr nachmittags ihren Höhepunkt erreicht hat, fängt sie an allmählich herabzusteigen. Ein derartiger Verlauf der Kurve ist denjenigen Pflanzen eigen, deren Spaltöffnungen nicht reguliert werden und stets weit geöffnet bleiben; dabei muß die Transpiration in keinem Falle zu stark werden. Dieser Bedingung entsprechen am besten die mit speziellen Schutzeinrichtungen versehenen Pflanzen, wie z. B. *Phlomis pungens*. Wenn ihre Kurve gegen die Mitte des Tages bei der Zunahme der die Transpiration steigernden Einflüsse auch ein Absteigen zeigt, so ist das letztere doch nicht so steil wie bei den andern. Außerdem tritt dieses Sinken der Kurve später als bei den übrigen Pflanzen ein. Die Kurve der *Phlomis pungens* zeichnet sich durch einen abschüssigen Verlauf aus und bildet keine spitzen Winkel, wie z. B. *Senecio Doria*. Endlich ist ihre Transpiration bei weit geöffneten Spaltöffnungen schwächer als bei den übrigen Pflanzen. Dies alles zwingt uns anzuerkennen, daß diese Pflanze bei äußerst starker Einwirkung der äußeren Faktoren und bei verhältnismäßig geringer Wasserabgabe imstande ist, ihre Spaltöffnungen offen zu erhalten und folglich für die widerstandsfähigste gelten muß. Die Beobachtungen bestätigen diese Schlußfolgerung in vollem Maße: *Phlomis pungens* kann sowohl nach ihrem Standort, als auch nach ihrer Vegetationszeit in der Tat zu den in hohem Grade xerophilen Pflanzen gerechnet werden.

Vollkommen entgegengesetzte Resultate ergibt *Senecio Doria*. Ihre Kurve zeichnet sich durch ein jähes Auf- und Absteigen ihrer Schenkel aus. Das Fehlen der Übereinstimmung im Verlauf der Kurven, von denen die eine die Transpiration dieser Pflanze, die andere die Verdunstung von der freien Wasseroberfläche darstellt, ist hier besonders stark ausgeprägt. Das vollständige Öffnen der Spaltöffnungen erfordert die größte Wassermenge. Auf Grund dieser Betrachtungen müssen wir *Senecio Doria* im Vergleich mit den andern Pflanzen zu den weniger ausdauernden rechnen. Die zwei andern Pflanzen, *Marrubium praecox* und *Lavathera thuringiaca*, nehmen eine mittlere Stellung zwischen diesen zwei Typen ein. Sie zeigen einen analogen Verlauf ihrer Kurven, und nur die Tatsache, daß das Öffnen der Spaltöffnungen bei *Lavathera thuringiaca* ein steiles und höheres Ansteigen herorruft, zwingt uns, die letztere in die Klasse der weniger geschützten Pflanzen einzureihen. Der äußere Habitus der Pflanze bestätigt diese Schlußfolgerung.

Die Untersuchung der Kurven gibt uns die Möglichkeit, diese Pflanzen nach ihrer Fähigkeit, sich gegen eine zu starke Transpiration zu schützen, folgendermaßen zu ordnen: *Phlomis pungens*, *Marrubium praecox*, *Lavathera thuringiaca* und *Senecio Doria*.

Wenn unsere Schlüsse richtig sind, so werden wir, nachdem wir bei allen Pflanzen ein gleich weites Öffnen der Spaltöffnungen erzielt haben, für *Phlomis pungens* die maximale, für *Senecio Doria* die minimale Transpiration feststellen können. Bringen wir zu diesem Zwecke unsere Pflanzen in eine verhältnismäßig feuchte Atmosphäre hinein. Leider ging in diesem Versuche das Exemplar der *Lavathera thuringiaca* zufälliger Weise zu Grunde. Der Versuch wurde mit dem vorhergehenden parallel ausgeführt.

Zeit	*Marrubium praecox*		*Senecio Doria*		*Phlomis pungens*		Wasser auf 200 cm²	
	haben Wasser eingesaugt (in cm³)							
	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.	Absolut	In 1 Std.
8—9 Uhr m.	0,3	1,36	1,0	2,9	0.8	1,6	0,22	0,22
10 Uhr	0,65	2,95	1,3	3,7	1,0	2,0	1,04	1,04
11 „	0,85	3,87	1,7	4,86	1,5	3,0	2,2	2,2
12 „	1,05	4,8	1,9	5,9	1,8	3,6	2,2	2,2
1 „	1,0	4,55	1,65	4,7	1,5	3,0	3,1	3,1
3 „ 45 Min.	2,0	3,3	2,15	3,5	3,5	2,6	7,4	2,7
4 „ 45 „	0,4	1,8	0,9	2,6	0,9	1,8	2,1	2,1
5 „ 45 „	0,5	2,3	0,7	2,3	1,1	2,2	0,52	0,52
7 „ 30 „	0,3	0,8	0,3	0,5	0,2	0,2	0,52	0,52
Im ganzen	7,0	31,8	12,3	35,1	15,6	31,2	7,8	
Oberfläche	220 cm²		350 cm²		500 cm²		200 cm²	



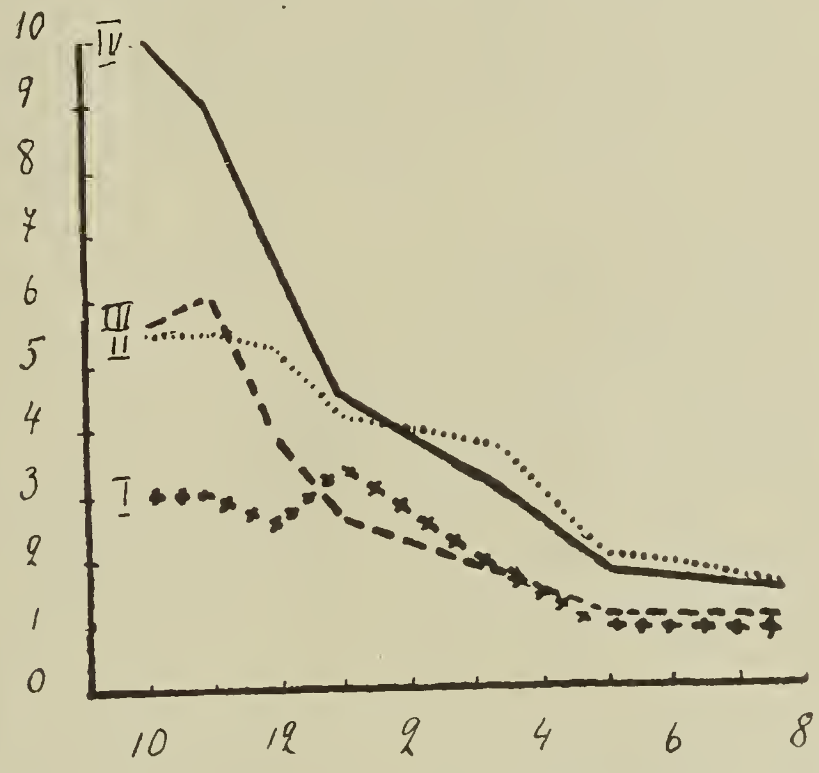
I. *Senecio Doria.* II. *Marrubium praecox.* III. *Phlomis pungens.* IV. Wasser.

Aus dem Verlauf der die Verdunstung von der freien Wasseroberfläche darstellenden Kurve ersieht man, daß die Transpirationsverhältnisse im Vergleich mit den vorhergehenden bedeutend schwächer waren. (Der Versuch wurde in der Grube angestellt.) Dementsprechend konnten die Spaltöffnungen aller Pflanzen weit geöffnet bleiben. Der Verlauf der Kurven hat unsere Erwartungen gerechtfertigt. *Phlomis pungens* zeigte eine minimale, *Senecio Doria* eine maximale Transpiration.

Führen wir noch einen Versuch an.

[1] Am 9. Juni. Der Versuch wurde auf der Steppe und parallel n der Grube angestellt.

Zeit	*Phlomis pungens*		*Ajuga Laxmanni*		*Sanguisorba officinalis*		*Campanula glomerata*	
	hat Wasser eingesaugt (in cm³)							
	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.
9 - 10 Uhr	1,3	3,2	1,1	5,5	2,7	5,6	1,7	9,0
11 Uhr	1,2	3,0	1,1	5,5	2,9	6,0	1,5	7,9
12 „	1,0	2,5	1,05	5,25	1,95	4,06	1,05	5,5
1 „	1,35	3,4	0,85	4,25	1,3	2,7	0,85	4,5
3 „ 30 Min.	1,75	1,75	1,8	3,6	2,1	1,75	1,4	2,95
5 „	0,6	1,0	0,6	2,0	0,75	1,16	0,5	1,8
7 „ 40 „	1,0	0,94	0,8	1,5	1,3	1,0	0,75	1,5
Im ganzen	7,8	19,5	7,3	36,5	7,75	47,9	12,0	25,0
Oberfläche	400 cm²		200 cm²		190 cm²		480 cm²	

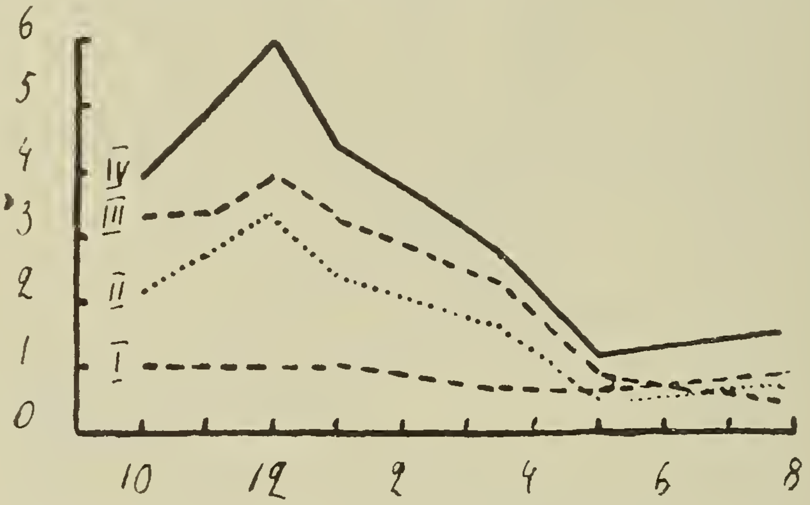


I. *Phlomis pungens.* II. *Ajuga Laxmanni.* III. *Sanguisorba officinalis.* IV. *Campanula glomerata.*

Hier sehen wir zwei Typen von Kurven: einerseits die der *Phlomis pungens* und *Ajuga Laxmanni,* die einen abschüssigen Verlauf haben. Die erstere zeigt keine Tendenz, gegen die Mitte des Tages zu sinken, während die zweite eine deutliche Tendenz in dieser Richtung aufweist. Die Höhe der ersten Kurve ist bei weit geöffneten Spaltöffnungen geringer, als die der zweiten. Auf Grund dieser Beobachtung können wir sagen, daß *Phlomis pungens* zu den besser geschützten Pflanzen gehört, da sie bei weit geöffneten Spaltöffnungen eine verhältnismäßig geringe Transpiration aufweist. Zum zweiten Typus gehören *Sanguisorba officinalis* und *Campanula glomerata.* Ihre Kurven besitzen eine stark ausgeprägte Tendenz, mit der Zunahme der die Transpiration steigernden Faktoren herabzusteigen und zeigen einen steilen Verlauf. Von diesen zwei Pflanzen nimmt *Campanula glomerata,* die für das Öffnen ihrer Spaltöffnungen eine größere Wassermenge erfordert, in der

Reihe der Pflanzen die letzte Stelle ein. Zur Kontrolle der Richtigkeit unserer Ergebnisse wird die Bestimmung der Größe der Transpiration aller Pflanzen bei gleich weit geöffneten Spaltöffnungen dienen. Der Versuch wurde wieder in feuchter Atmosphäre geführt.

Zeit	*Ajuga Laxmanni*		*Sanguisorba officinalis*		*Campanula glomerata*		*Phlomis pungens*	
	haben Wasser eingesaugt (in cm³)							
	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.
9—10 Uhr m.	1,1	2,1	1,1	3,0	0,6	3,25	0,3	1,03
11 Uhr	1,4	2,7	1,2	3,3	0,9	4,9	0,3	1,03
12 „	1,7	3,3	1,4	4,0	1,1	6,0	0,3	1,03
1 „	1,3	2,5	1,2	3,3	0,8	4,3	0,3	1,03
3 „ 30 Min.	2,1	1,6	2,2	2,44	1,25	2,7	0,5	0,69
5 „	0,4	0,5	0,5	0,92	0,3	1,1	0,3	0,69
7 „ 40 „	0,8	0,58	0,5	0,5	0,4	1,5	0,7	0,8
Im ganzen	8,8	16,9	8,1	22,5	5,35	29,0	4,4	15,2
Oberfläche	520 cm²		360 cm²		185 cm²		290 cm²	



Siehe die Erklärung zu der vorhergehenden Kurve.

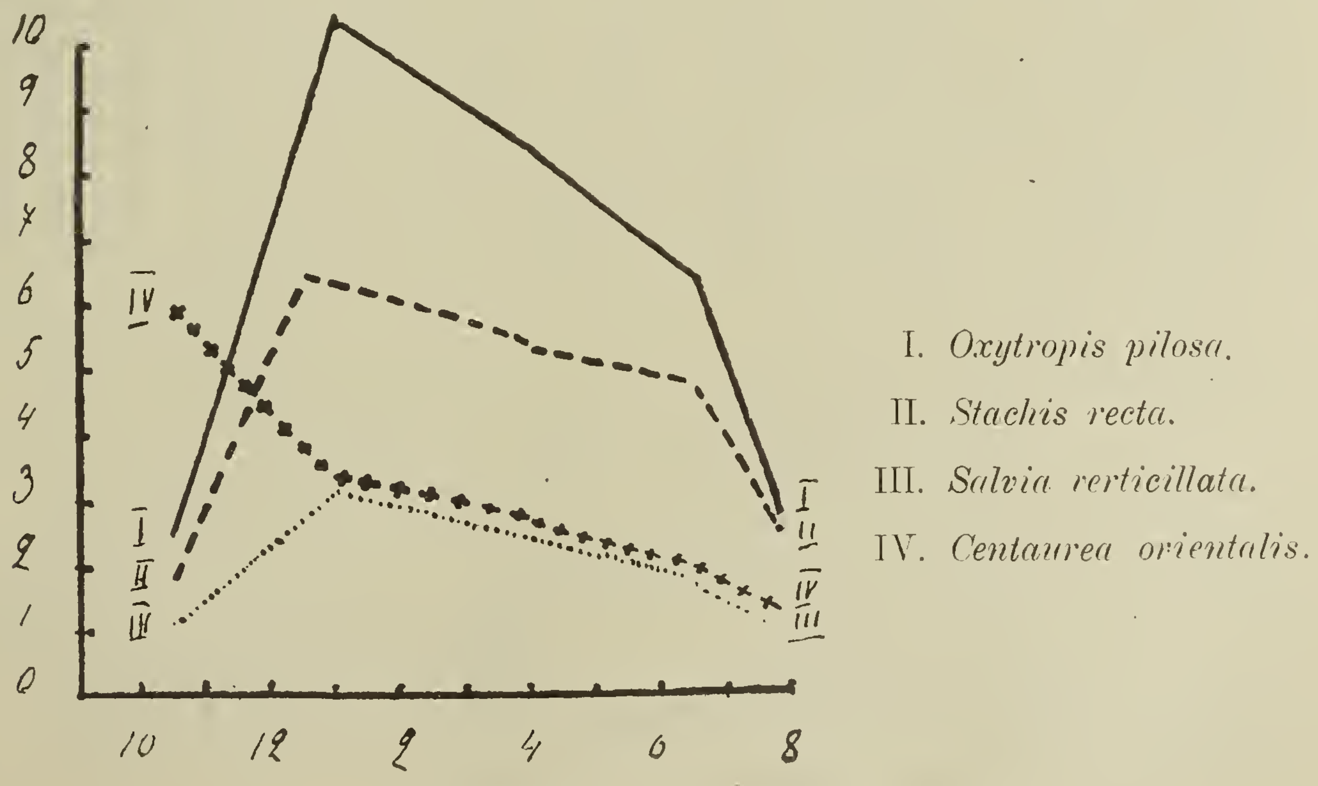
In feuchter Atmosphäre war die Transpiration der *Campanula glomerata* am stärksten, schwächer bei *Sanguisorba officinalis;* darauf folgt *Ajuga Laxmanni* und schließlich finden wir die schwächste Transpiration bei *Phlomis pungens.* Die Analyse der Kurven des vorhergehenden Versuches führt uns zu denselben Schlußfolgerungen. Die Beobachtung der normalen Wachstumsbedingungen der uns interessierenden Pflanzen und auch ihres Baues stimmt vollkommen mit den Versuchsergebnissen überein.

Aber nicht immer ist die Sache so klar, d. h. nicht immer können wir nach dem Kurvenverlauf auf die mehr oder weniger gute Geschütztheit der Pflanze schließen. Eigentlich fanden wir in den oben beschriebenen Versuchen anfänglich bei allen Pflanzen gleich weit geöffnete Spaltöffnungen wahrscheinlich als Folge der morgendlichen Feuchtigkeit. Späterhin nach Maßgabe der Steigerung der Transpirationsverhältnisse veränderte sich das Bild, und jeder Pflanzentypus reagierte auf die Wirkung der äußeren Faktoren verschieden. Aber es kann auch vorkommen, daß zu Beginn des Versuches infolge der relativen Lufttrockenheit die Spaltöffnungen der einen Pflanzen (eher der zartesten) mehr oder weniger geschlossen, die der andern dagegen, der Xerophyten, offen bleiben werden. Diese Erscheinung wird man dann beobachten können, wenn der Versuch in einem geschlossenen und verhältnismäßig trockenen Raum geführt wird; übrigens kommt sie auch nicht selten in normalen Verhältnissen vor. Setzen wir nun voraus, daß unter dem Einfluß der äußeren Faktoren die Transpiration zunimmt. Wenn die Spaltöffnungen der zarten Pflanzen geschlossen sind, wird ihre Kurve nicht nur kein Sinken, sondern infolge der Steigerung der kutikularen Transpiration sogar ein Aufsteigen aufweisen; bei wenig geöffneten Spaltöffnungen kann anfangs ein unbedeutendes Sinken der Kurve auftreten. Anders verhalten sich die Xerophyten; ihre Kurve kann nach zwei Richtungen hin verlaufen: entweder sinken und dabei noch tiefer, als die Kurve des vorhergehenden Typus, oder emporsteigen. Die Hauptfaktoren, die dabei ihren Einfluß ausüben, sind erstens die Anwesenheit von mehr oder weniger ausgebildeten Schutzeinrichtungen und zweitens die Größe der Transpirationsfähigkeit.

Ich werde ein Beispiel dieser verwickelten Beziehungen anführen.

Am 7. Juni. Auf der Steppe.

Zeit	*Salvia verticillata*		*Stachis recta*		*Oxytropis pilosa*		*Centaurea orientalis*	
	haben Wasser eingesaugt (in cm^3)							
	Absolut	auf 1000 cm^2 in 1 Std.	Absolut	auf 1000 cm^2 in 1 Std.	Absolut	auf 1000 cm^2 in 1 Std.	Absolut	auf 1000 cm$_2$ in 1 Std.
$8^1/_2$—$10^1/_2$ Uhr	1,5	1,85	1,2	2,5	0,9	1,2	6,2	5,96
1 Uhr	3,2	3,15	3,9	6,5	3,6	10,3	4,4	3,4
4 „	2,9	2,46	4,0	5,4	3,4	8,4	3,85	2,46
6 Uhr 30 Min.	1,8	1,8	2,8	4,75	2,2	6,3	2,65	2,0
7 „ 45 „	0,6	1,2	0,8	2,66	0,5	2,9	0,9	1,4
Im ganzen	10,0	24,6	12,7	52,9	10,6	81,3	17,0	32,5
Oberfläche	406 cm^2		240 cm^2		140 cm^2		525 cm^2	

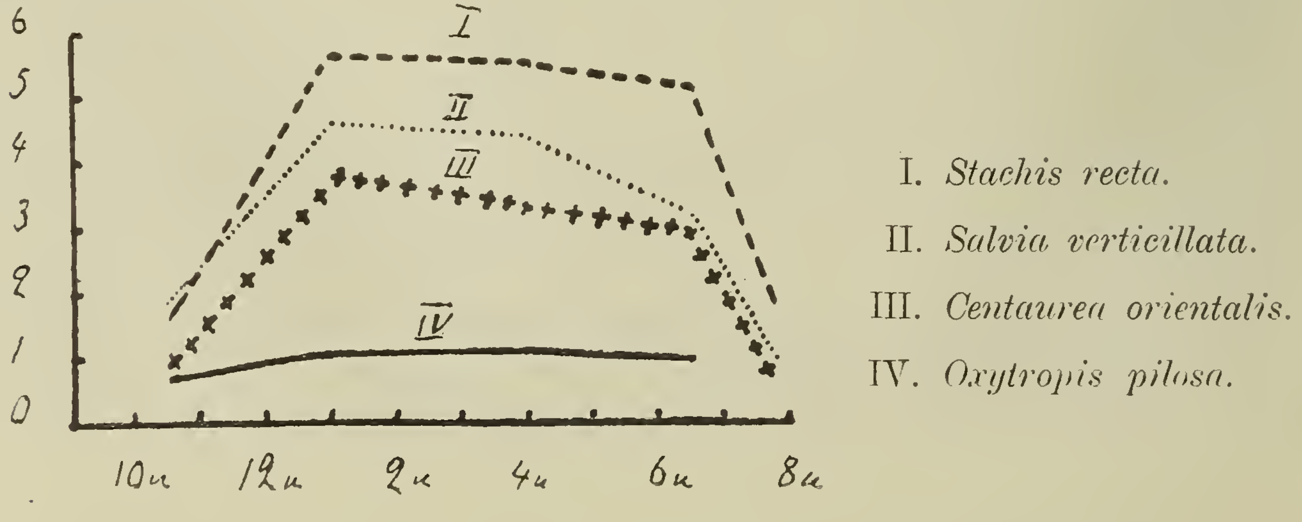


Es ist unmöglich, allein auf Grund der Analyse dieser Kurven irgend welche Voraussetzungen zu machen. Versuchen wir die in den früheren Versuchen angewandten Grundsätze heranzuziehen. Vorausgesetzt, daß anfangs alle Pflanzen gleich weit geöffnete Spaltöffnungen und dieselben im Verlaufe des ganzen Versuches in diesem Zustande erhalten haben (mit Ausnahme der *Centaurea orientalis)*, so nimmt *Salvia verticillata* nach ihrer Fähigkeit, sich gegen eine zu intensive Transpiration zu schützen, die erste Stelle ein; darauf folgt *Stachis recta; Oxytropis pilosa* und *Centaurea orientalis* blieben weit zurück, die letztere war sogar genötigt, ihre Spaltöffnungen zu schließen.

Aber eine derartige Reihe kann nicht für normal gelten. Die letzten zwei Pflanzen gehörten sowohl ihrem Habitus, als auch ihrem Standort nach, eher zu den xerophilen Gewächsen, und es ist kaum zu erwarten, daß sie zum vollständigen Öffnen ihrer Spaltöffnungen mehr Wasser als die andern Pflanzen erfordern werden. Eine andere Erklärung wäre möglich. *Oxytropis pilosa* und *Centaurea orientalis* haben es zustande gebracht, ihre Spaltöffnungen geöffnet zu erhalten, wobei die erstere von ihnen, die eine reiche Behaarung besitzt, die Spaltöffnungen bis zum Schluß des Experimentes in diesem Zustande erhalten hat, die zweite dagegen genötigt war, dieselben zu schließen. Indessen zeigten *Stachis recta* und *Salvia verticillata* schon von Anfang an geschlossene Spaltöffnungen, und das Aufsteigen ihrer Kurve verdankten sie der kutikularen Transpiration.

Um diese Frage zu lösen, wollen wir bei allen Pflanzen einen gleichen Zustand der Spaltöffnungen hervorrufen, indem wir sie dem Einfluß der feuchten Atmosphäre aussetzen.

Zeit	*Salvia verticillata*		*Stachis recta*		*Oxytropis pilosa*		*Centaurea orientalis*	
	haben Wasser eingesaugt (in cm³)							
	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.	Absolut	auf 1000 cm² in 1 S'd.	Absolut	auf 1000 cm² in 1 Std.
8½–10½ Uhr	0,2	1,9	1,2	1,7	0,6	0,8	1,2	0.9
1 Uhr	3,6	4.6	4,8	5,7	0,8	1,2	6,1	3,78
4 „	4,0	4,3	6,0	5,7	1,0	1,2	6,6	3,33
6 Uhr 30 Min.	2,5	3,2	4,5	5,2	0,68	1,0	10,8	2,97
7 „ 45 „	0,8	1,0	1,6	1,8			0,6	0,73
Im ganzen	11,1	35,3	18,1	51,7			18,7	28,3
Oberfläche	314 cm²		350 cm²		270 cm²		660 cm²	



Aus dem Kurvenverlauf ersicht man, daß unsere Erklärung im vorhergehenden Versuche richtig war; die Größe der Transpiration hängt von der Öffnungsweite der Spaltöffnungen ab. *Oxytropis pilosa* erwies sich nach den letzten Ergebnissen als die am besten geschützte Pflanze; darauf folgt *Centaurea orientalis* und zuletzt *Salvia verticillata* und *Stachis recta.*

Es könnte eine große Anzahl von solchen verwickelten gegenseitigen Beziehungen angeführt werden. Ich habe Versuche mit 32 verschiedenen Pflanzen angestellt und erhielt 159 Kurven; hierher gehören nur solche Fälle, in denen die Pflanzen ihren Turgor erhalten hatten und nicht die leisesten Spuren des Welkens aufwiesen. Da ich bei meiner Arbeit das Einsaugen bestimmte, mußte ich mich nur auf derartige Pflanzen beschränken.

Die Ergebnisse aller 159 Versuche zeigen ausnahmslos, daß wir mittels der Bestimmung der Transpirationsgröße die Geschütztheit biologisch verschiedener Typen nicht feststellen können. Ich halte es für überflüssig, alle die von mir erhaltenen zahlenmäßigen Daten in dieser vorläufigen Mitteilung anzuführen. Die vorliegende Arbeit enthält keine genauen Angaben über die Geschütztheit dieser oder jener Pflanzenart, sondern sie versucht nur den Weg anzudeuten, den der Forscher einzuschlagen hat. Der Mangel dieser Arbeit liegt hauptsächlich darin, daß bei der Bestimmung des Zustandes der Spaltöffnungen keine objektive Methode angewandt worden ist. Indessen kann dieser Umstand die Analyse der Kurven stark beeinträchtigen. Wenn wir Pflanzen mit verschieden weit geöffneten Spaltöffnungen vergleichen, so können wir, wie der letzte Versuch gezeigt hat, äußerst unbestimmte Resultate erhalten. Infolgedessen, um von der Geschütztheit der Pflanzen überhaupt sprechen zu dürfen, ist es unbedingt nötig, bei allen Pflanzen ein gleich weites Öffnen der Spaltöffnungen zu erzielen. Unter diesen Bedingungen werden der steile Verlauf der Kurve bei der Veränderung der die Transpiration steigernden Faktoren, ein jäher Umschlag in ihrer Richtung und eine bedeutende Höhe der Kurve davon zeugen, daß die Pflanze große Wassermengen verlieren muß, um von ihrem Spaltöffnungsapparat vollen Gebrauch zu machen, d. h. um ihren Gasaustausch zu erhöhen; folglich können wir sagen, daß diese Pflanze zur Existenz den trockenen Standorten weniger angepaßt ist. Im Gegenteil zeigen ein abschüssiger Kurvenverlauf, das Fehlen von spitzen Winkeln und eine unbedeutende Höhe der Kurve, daß wir es mit einer Pflanze zu tun haben, die sich mit geringer Wassermenge begnügen kann, d. h. mit einem Xerophyten.

Worin besteht nun das Ziel des vergleichenden Studiums der Transpiration verschiedener biologischer Pflanzentypen?

Die Transpiration setzt sich aus zwei Größen zusammen: aus der kutikularen und aus der stomatären Transpiration. Wie die Versuche von Stahl (14) gezeigt haben, spielt die letztere keine wesentliche Rolle und übertrifft um das Vielfache die erstere. In den Versuchen dieses Verfassers trat bei geöffneten Spaltöffnungen eine rötliche Färbung des Kobaltpapiers schon nach ein paar Sekunden oder Minuten ein, während bei geschlossenen Spaltöffnungen diese Färbung sich erst nach Stunden und sogar Tagen einstellte. Folglich können wir sagen, daß bei der Verteilung der Pflanzen die entscheidende Rolle der stomatären Transpiration zukommt, besonders wenn die Feuchtigkeitsverhältnisse minimal sind. Die Pflanze vermag die Größe der stomatären Transpiration zu regulieren, indem sie verschiedene Schutzeinrichtungen bildet; wenn aber die letzteren fehlen, dann ist die Pflanze genötigt, ihre Spaltöffnungen während des Tages entweder vollständig oder beinahe vollständig geschlossen zu halten, was unvermeidlich ihre Ernährung und ihr Wachstum beeinträchtigen muß. Die Versuche von Sachs (15) und Stahl (14) haben gezeigt, daß bei geschlossenen Spaltöffnungen die Möglichkeit der Stärkebildung ausgeschlossen ist. Brown und Escombe (16) haben ihrerseits nachgewiesen, was für eine wesentliche Rolle die Spaltöffnungen bei der Aufnahme der Kohlensäure spielen. Also wird bei geringem Wassergehalt im Substrat diejenige Pflanze im Vorteil sein, welche bei weit geöffneten Spaltöffnungen die geringste Wassermenge verliert. Wenn wir uns dem vergleichenden Studium der Pflanzentranspiration widmen, müssen wir in erster Linie untersuchen, wie diverse Lebensbedingungen auf den Zustand der Spaltöffnungen verschiedener biologischer Typen einwirken und wie sich dabei die Transpiration und die Assimilation abspielen.

Auf Grund der erworbenen Ergebnisse können wir dann feststellen, welche Pflanzen unter bestimmten Bedingungen überhaupt existieren können und welche von ihnen in ihrem Wachstum die Oberhand gewinnen werden.

Da die auf einer bestimmten Fläche wachsenden Pflanzen sich gegen zu große Trockenheit nicht nur mit Hilfe verschiedener Schutzeinrichtungen, sondern auch durch Reduktion aller Organe wehren können, so müssen wir die individuelle Transpiration in Betracht ziehen, ohne sie auf vergleichbare Einheiten zu berechnen. Eine bestimmte Fläche kann bald von großen, bald von Zwergpflanzen bewachsen sein. Wenn wir auch voraussetzen, daß ihre Schutzeinrichtungen gleich gut ausgebildet sind, so werden doch die ersteren infolge ihres größeren Bedarfes an Wasser vielleicht gar nicht existieren können.

Das sind, meines Erachtens, die Wege, die das vergleichende Studium der Pflanzentranspiration zu verfolgen hat.

Zum Schluß möchte ich der botanischen Abteilung der Kaiserlichen Naturforschergesellschaft an der Universität St. Petersburg, in deren Auftrage und unter deren materieller Unterstützung ich meine Arbeit habe ausführen können; Prof. Dr. W. J. Palladin, der mir die Erlaubnis erteilt hat, von den Apparaten aus dem botanischen Kabinett Gebrauch zu machen; Privatdozent Dr. A. A. v. Richter der mir die Anregung zum Thema und manche Ratschläge gab und dem Verwalter des Gutes der Gräfin Panin Herrn W. J. Wolkoff nebst Familie, die eine ungewöhnliche Aufmerksamkeit und Sorgsamkeit mir gegenüber bekundet haben, hiermit meinen innigsten Dank aussprechen.

Literatur.

1. Lloyd, Physiology of Stomata. Washington 1908.
2. Leclerc, A., De la transpiration dans les végétaux. (Ann. sc. nat. Bot. Sér. 6. XVI. 1883. p. 231.)
3. Wiesner, J., Grundversuche über den Einfluß der Luftbewegung auf die Transpiration der Pflanzen. (Sitzber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. LXXIX. 1879. p. 368.)
4. Aloi, A., Relazioni esistenti tra la transpiratione delle piante terrestri ed il movimento delle cellule stomatische. Ricerche originali. (Catania, Rizzo 1891.) (Ref. Bot. Centralbl. Beihefte. 1892. 107 — B. J. 19. 2.)
5. Kohl, G., Über Assimilationsenergie und Spaltöffnungsmechanik. (Bot. Centralbl. Bd. LXIV. 1892.)
6. Eberdt, O., Die Transpiration der Pflanzen und ihre Abhängigkeit von äußeren Bedingungen. Marburg (Elwert) 1889. (Ref. Bot. Centralbl. Bd. 39. p. 257 — B. J. 17. 63.)
   — Einwirkung der inneren und äußeren Bedingungen auf die Transpiration der Pflanzen. (Prometheus. Bd. VI. 1895. p. 70.) (Ref. B. J. 23. 12.)
   — Die Transpiration der Pflanzen. (Ebenda. p. 513.)
7. Knop, W., Einige Bestimmungen der Quantitäten Wasser, welche die Pflanzen durch die Blätter verdunsten. (Landwirtsch. Vers.-Stat. Bd. VI. 1864. p. 239.)
8. Anders, J., On the transpiration of plants. (The Americ. naturalist. Vol. XII. 1878. p. 160.) (Ref. B. J. 6, 184.)
   — The beneficial influence of plants. (Ebenda. Vol. XIII. 1878. p. 793.)
9. Masure, F., Recherches sur l'évaporation de l'eau libre, de l'eau contenue dans les terres arables et sur la transpiration des plantes. (Ann. agronom. Paris. Vol. VI. 1880. p. 441.) (Ref. Bot. Centralbl. Bd. 6. p. 307. — B. J. 8. 242 + 9. 11.)
10. Burgerstein, Die Transpiration der Pflanzen. Jena (Fischer) 1904.
11. Guppenberger, L., Versuche über Pflanzentranspiration. (VII. Jahresber. d. Vereins für Naturkunde in Österreich ob der Enns. Linz 1876. p. 1.)
12. Plenk, J., Physiologie et pathologia plantarum. Viennae 1794. (Davon eine französische Übersetzung von P. Chamin. Paris 1802.)
13. Senebier, J., Physiologie végétale etc. Genève 1800.
14. Stahl, E., Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. (Bot. Zeitg. 1894.)
15. Sachs, J., Über Verdunstungsphänomene in Pflanzen. (Flora. 1856. p. 613 u. Ber. über die 32. Vers. d. Naturforscher und Ärzte in Wien.)
    — Beiträge zur Lehre von der Transpiration der Gewächse. (Bot. Zeitg. Bd. XVIII. 1860. p. 121.)
16. Brown, H. and Escombe, F., Static diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon and translocation in plants. (Phil. Transact. of the R. Soc. of London. Ser. B. Vol. CXCIII. 1900.)

Physiologische Merkmale der Pflanzen, ihre Variabilität und ihre Beziehung zur Evolutionstheorie.

Von

Sergius Ivanow, Moskau.

Die vorliegende Arbeit enthält eine Reihe von Untersuchungen in systematischer Hinsicht einander nahe stehender pflanzlicher Arten. Ihre Aufgabe ist, ähnliche Merkmale im inneren Leben der Pflanzen anzuführen und zu zeigen, daß neben den morphologischen bei Pflanzen noch physiologische Merkmale existieren. Der Systematiker baut das Pflanzensystem auf Grund morphologischer Merkmale auf; es gibt aber auch viele innere Merkmale physiologischen Charakters, welche zur Erklärung des genetischen Zusammenhanges zwischen verschiedenen Arten sehr tauglich sind. Ihre Beziehungen zu morphologischen sind sehr einfach. Die Form der Pflanzen verändert sich, und beim Anpassen an die Bedingungen des Daseins bilden sich neue Arten. Mit der Zeit gehen die Veränderungen der Form immer tiefer, und bald unterscheidet der Systematiker neue Arten von einem anderen Genus oder einer anderen Familie. Anderseits findet in jeder Pflanze ein spezifischer Stoffwechsel statt, sie bildet bestimmte Produkte; der Zusammenhang zwischen pflanzlicher Art und ihrer physiologischen Funktion ist ohne weiteres klar. Der Stoffwechsel ist eine Funktion der Art; verändert sich die Form, so verändert sich auch der Stoffwechsel, und in weit voneinander stehenden Arten finden wir auch keine Ähnlichkeit der Produkte mehr. Wenn aber der Stoffwechsel bei entfernt stehenden Arten verschieden ist, so entsteht die Frage, wie es mit dieser Funktion bei verwandten Arten steht. Vielleicht wäre es möglich, Übergänge von einer Art zur anderen zu finden, und folgen die Veränderungen der inneren Merkmale der Formenevolution?

Die pflanzlichen Arten bilden eine Evolutionstreppe. Es scheint, daß die Evolution des Stoffwechsels ein einfacher logischer Schluß aus der Evolutionstheorie sein müsse. Nehmen wir bestimmte Produkte, z. B. die Öle, welche viele Pflanzen beim Reifen der Samen bilden, und verfolgen wir den Ölbildungsprozeß. Die Öle bestehen aus komplexen Glyzeriden gesättigter und ungesättigter Fettsäuren. Die quantitativen Verhältnisse verschiedener Säuren erscheinen uns zufällig; die Natur der Pflanze reguliert wahrscheinlich diese Verhältnisse. Wir kennen aus unseren früheren Arbeiten schon einige Seiten des Ölbildungsprozesses und wissen, daß ungesättigte Säuren sich aus den gesättigten bilden; je weniger die Säure gesättigt ist, desto später bildet sie sich beim Reifen der Samen. Die Fettsäurebildung bei diesem Prozesse kann schematisch in folgender Weise dargestellt werden:

$$CnH_2nO_2 \ggg\!\!\rightarrow CnH_2n\text{-}_2O_2 \ggg\!\!\rightarrow CnH_2n\text{-}_4O_2 \ggg\!\!\rightarrow CnH_2n\text{-}_6O_2.$$

Wir beobachten in der Tat, daß das Öl unreifer und reifer Samen nicht gleich ist. Das Öl aus unreifem Leinsamen unterscheidet sich von dem aus reifem Samen durch eine kleinere Jodzahl und durch langsameres Trocknen.

Wir wählten zu unserer Untersuchung ein so kompliziertes Produkt wie das Pflanzenöl, weil wir dabei auch einen so sehr komplizierten Apparat mit einem ganzen Komplexe von Fermenten, wie das der Ölbildungsapparat ist, mit untersuchen konnten.

Beim Vergleichen von Ölen zweier verwandter Arten schließen wir, wenn wir letztere ähnlich finden, daß die Apparate, welche bei dem Ölbildungsprozeß Anteil genommen haben, bei diesen Arten ähnlich sind. Weil der Ölbildungsapparat sehr kompliziert ist, ist zu erwarten, daß bei verschiedenen Arten verschiedene Verhältnisse zwischen gesättigten und ungesättigten Fettsäuren auftreten können; die Jodzahlbestimmung kann diese Veränderungen sofort kontrollieren. Untersuchen wir eine ganze Reihe von verwandten Pflanzen, so können wir eine Reihe von Übergängen beobachten sowie eine Vereinfachung oder Komplikation des „Ölmoleküls“ u. s. f.

Wenn zwischen der Form der Pflanze und ihrem Ölbildungsapparat kein Zusammenhang existieren sollte, so wäre es selbstverständlich, daß wir keine Übergänge beobachten könnten, und die Idee der Evolution des inneren Apparates wäre im Grunde falsch. Vorliegende Untersuchungen sollen die Richtigkeit einer solchen Idee zeigen. Die Methodik der Öluntersuchungen ist verhältnismäßig einfach und genau. Die Säurezahl, die Verseifungszahl, die Jodzahl, die Hexabromid- und Tetrabromidproben geben eine genaue Charakteristik vom Öl und kontrollieren einander. Wenn die Jodzahl bei verschiedenen Ölen ähnlich ist und sie aus Fettsäuren verschiedener Natur bestehen, so sind die Hexa- oder Tetrabromidproben dieser Öle verschieden. Sind alle 5 Untersuchungselemente gleich, so sind auch die Öle ähnlich. Wir können auf Grund dieser Elemente nicht nur die Verhältnisse zwischen den Fettsäuren, sondern auch einige von letzteren genau unterscheiden (und zwar Linolen- und Linolsäure und sehr oft auch Oleinsäure nach ihrem flüssigen Dibromid).

Das Öl hat noch andere Vorteile vor anderen komplizierteren Substanzen voraus, z. B. vor Proteinen und Kohlenhydraten; denn wir kennen den Ölbildungsprozeß beim Reifen der Samen besser, als viele andere Prozesse. Die Fähigkeit der Pflanzen, bestimmtes Öl zu bilden, nennen wir ein „physiologisches Merkmal“ der Pflanze.

Die Ähnlichkeit einiger Substanzen, welche verwandte Arten bilden, hat schon seit langer Zeit die Aufmerksamkeit der Gelehrten auf sich gelenkt. In der Arbeit von J. Wiesner[1]) fanden wir, daß in der Geschichte der Botanik die Idee von dem Zusammenhang der Ähnlichkeit der Substanzen mit der Verwandtschaft der produzierenden Pflanzen schon längst bestanden hat. Wie groß die praktische Bedeutung dieser Idee ist, lesen wir in der Abhandlung von J. Wiesner (Greshof): „Der Phytochemiker kann dem Systematiker doch wertvolle Beiträge liefern für die Aufstellung eines Pflanzensystems, und oft wird er in zweifelhaften Fällen, wo die botanischen Methoden im Stiche lassen, durch seine vergleichende Analyse imstande sein, eine Entscheidung zu treffen über die systematische Zusammengehörigkeit der Pflanzen.“

J. Wiesner hat mehrere Euphorbiaarten *(Euphorbia Cyparissias, E. Esula, E. platyphylla* var. *β stricta* und *E. lactiflua)* folgenderweise charakterisiert:

1. Durch das Auftreten von Kautschuk, welcher Körper aber nur in sehr geringer Menge vorkommt;
2. durch das Auftreten von Harzen, welche in sehr großer Menge an der Zusammensetzung des Milchsaftes Anteil nehmen;
3. durch das Auftreten von „Euphorbon“.

Dr. Tine Tammes[2]) charakterisiert die Familie der *Dipsacaceae* durch das Auftreten von „Dipsacan“, ein Chromogen, welches nur bei *Dipsacaceae* sich bildet.

Wir meinen, daß diese Beobachtungen einzelne Fälle einer allgemeinen Erscheinung, der Evolution der Formen sind und daß jedes Pflanzengenus seine spezifischen Substanzen bildet; das Euphorbon ist eine solche bei Euphorbiaarten, Dipsacan in der Familie der *Dipsacaceae.*

Nennen wir die Fähigkeit der Pflanzen, ein bestimmtes Öl zu bilden, ihr physiologisches Merkmal und operieren wir mit ihm analog den morphologischen Merkmalen, so müssen wir uns überzeugen, daß diese Fähigkeit sich fest in den Grenzen der Art hält und nur in den Grenzen des Genus, der Familie u. s. w. variieren kann.

Um festzustellen, ob sich das physiologische Merkmal in den Grenzen der Art verändert, wählten wir die Samen von *Pinus*

---

[1]) Wiesner, J., Über die chemische Beschaffenheit des Milchsaftes der Euphorbiaarten nebst Bemerkungen über den Zusammenhang zwischen der chemischen Zusammensetzung und der systematischen Stellung der Pflanzen. (Sitzb. d. K. Akad. d. Wissensch. Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. 121. 1912. Abt. I. p. 79.)

[2]) Tammes, Tine, Dipsacan und Dipsacotin, ein neues Chromogen und ein neuer Farbstoff der *Dipsacaceae.* (Rec. d. travaux botan. Néerland. 1908.) (S. auch Molisch, H.. Mikrochemie der Pflanzen. 1913.)

silvestris, welche Pflanze sehr weit verbreitet ist. Bei der Untersuchung des Öls dieser Samen könnten wir die Abhängigkeit seiner Zusammensetzung von Klima und Boden feststellen und hiermit die Frage von der Beständigkeit des physiologischen Merkmals entscheiden.

Übersicht der Objekte von *Pinus silvestris.*

Gouvernement	Samenprüfungszeit	Keimfähigkeit während 20 Tagen in %
1. Wilna	11. III. 1913	76
2. Witebsk	1. III. 1913	90
3. Wiatka	21. III. 1913	36
4. Kazan	26. II. 1913	95
5. Kiew	28. II. 1913	84
6. Lomscha	1. III. 1913	81
7. Minsk	21. III. 1913	76
8. Orenburg	28. II. 1913	76
9. Poltawa	27. II. 1913	91
10. Saratow	21. III. 1913	97
11. Suwalki	21. III. 1913	76
12. Ufa	28. II. 1913	93

Das Öl wurde durch dreimalige Digestion (jedesmal 3 Tage) des zerriebenen und zermahlenen Samens gewonnen. Nach der Abdestillation des Äthers wurde das Öl im Wasserstoffstrom oder im Vakuum bei 96 - 98° bis zu konstantem Gewicht getrocknet. Das Öl war hellgelb; seine Quantität schwankte unbedeutend, bei verschiedenen Objekten zwischen 17,5—19%.

Tabelle I. *Pinus silvestris.* Ölcharakter.

Gouvernement	Säurezahl	Verseifungszahl	Jodzahl	Haxabromidprobe	Tetrabromidprobe
1. Wilna	2,4	185	162,3	+	+
2. Witebsk	2,1	186,5	160,8	+	+
3. Wiatka	1,8	186,2	160,1—171	+	+
4. Kazan	2,8	182,1	161	+	+
5. Kiew	1,4	185,7	163,7—164,2	+	+
6. Lomscha	2,6	182,2	160,2—160,4	+	+
7. Minsk	4,3	186,6	162,4—163,4	+	+
8. Orenburg	5,06	187,2	163,6—163,8	+	+
9. Poltawa	2,4	185,1	160—160,5	+	+
10. Saratow	1,7	182,6	162,5—162,9	+	+
11. Suwalki	3,6	186,1	165	+	+
12. Ufa	1,9	182,4	162,8	+	+

Die Positiven Hexa- und Tetrabromidproben zeigen, daß das Öl von *Pinus silvestris* Linolen- und Linolsäure enthält. Die Schmelzpunktbestimmung der Hexabromide fällt überall genau zusammen. Reine Hexabromide zeigten den Schmp. = 176—178° C, was der Linolensäure entspricht. Einige Ziffern zeigen die Menge der Hexabromide in verschiedenen Objekten, wie aus der folgenden Tabelle hervorgeht:

Hexabromidmenge im Öl von *Pinus silvestris*
die Samen aus Witebsk gaben 19 %
„ „ „ Lomscha „ 24,3 %
„ „ „ Saratow „ 20,0 %
„ „ „ Suvalki „ 23,0 %

Nach der Hexamidprobe wurde abfiltriert und der Äther abgetrieben. Der Rückstand wurde mit Petroläther vermischt. Nach 2 Stunden wurde eine kleine Menge eines weißen, kristallinischen Niederschlags von Tetrabromid mit dem Schmp. = 110—113° C ausgefüllt. Dieses Tetrabromid entsprach also der Linolsäure. Nach dem Abtrennen der Tetrabromidkristalle bekommen wir eine große Menge einer ölartigen Flüssigkeit, welche dem flüssigen Oleinsäuredibromid sehr ähnlich war. Folglich enthält das Öl von *Pinus silvestris* wenigstens drei ungesättigte Säuren; von welchen zwei Linolen- und Linolsäure sind. Die Schwankungen der gefundenen Zahlen sind unbedeutend.

Die Mittelzahl für freie Säuren ist 2,9 gleich (1,4—5,06)
„ „ „ die Verseifungszahl 184,9 (182,1—187,2)
„ „ „ die Jodzahl 162,5 (160—165)

Man darf hierbei nicht vergessen, daß wir volle Übereinstimmung der Zahlen unter den verschiedenen Bedingungen nicht erwarten können; jedenfalls überschritten aber in unseren Untersuchungen die Schwankungen der Zahlen die Grenzen der Versuchsfehler. Aus diesen Untersuchungen können wir schließen, daß das Öl von *Pinus silvestris* unter allen Bedingungen identisch bleibt und daß der Ölbildungsapparat von äußeren Bedingungen nicht abhängig ist.

Einen ähnlichen Schluß können wir auch aus den Untersuchungen des Öls einer anderen Konifere, *Picea vulgaris*, ziehen. Die Keimfähigkeit der Piceasamen betrug 8 % für das Gouvernement Wiatka und 7 % für Kowno. Das Klima von Wiatka ist kontinental, wogegen Kowno im Meeresklima liegt.

Tabelle II. *Picea vulgaris*. Ölcharakter.

Gouvernement	Säurezahl	Verseifungszahl	Jodzahl	Hexapromidprobe	Tetrabromidprobe
Wiatka	26,5	186,1	158,7	+	+
Kowno	18,7	187,55	157,2	+	+

Das Öl ist hellgelb Die Menge beträgt 15—19%; das Hexabromid besitzt einen Schmp. von 177—113°. Die Tetrabromidprobe ist positiv mit Schmp. 113° C. Das Öl enthält Linolen- und Linolsäure. Eine große Menge von ölartiger Flüssigkeit, welche vom Tetrabromid abgesondert und durch Petroläther abdestilliert wird, zeigt, daß das Piceaöl auch eine 3. ungesättigte Fettsäure vom Oleinsäuretypus enthält. Also ist das physiologische Merkmal des Piceaöls auch dauerhaft und von äußeren Bedingungen unabhängig. Wir beobachteten schon früher ähnliche Erscheinungen an *Linum usitatissimum, Brassica Napus oleifera* u. s. w.

Wir sehen also, daß das physiologische Merkmal in der Pflanze unverändert bleibt; wir wollen jetzt einen weiteren Schritt machen und die Frage lösen, ob das physiologische Merkmal bei verschiedenen Arten desselben Genus verschieden ist. Wir haben *Tilia, Ulmus* und Oleaarten untersucht. Die Früchte von *Tilia americana, T. argentea, T. europaea parvifolia* und *T. macrophylla* haben wir von Haage & Schmidt bezogen. Das Öl von *Tilia* ist hellgelb und beträgt 13,95% des Trockengewichts der Samen.

Tabelle III. Tiliasamenöl.

	Säurezahl	Verseifungszahl	Jodzahl	Hexabromidprobe	Tetrabromidprobe
Tilia americana	16,9	191,2	162,5 163,5	0,0	+
„ *argentea*	28,6	197,5	160,9 161,9	0,0	+
„ *europ. parvifolia*	22,4	198,1	162,0 162,2	0,0	+
„ *macrophylla*	16,3	197,9	160,7 160,7	0,0	+

Das Öl der Tiliasamen enthält keine Spuren von Linolensäure. Zur Charakteristik des Tiliaöls ist die Tetrabromidprobe besonders wichtig. Schmp. des Tetrabromids 112—113° C.

Die Menge der Linolsäure bei *Tilia* beträgt

bei *Tilia argentea*	9,89%	Linolsäure
„ „ *americana*	12,5%	„
„ „ *europaea parvifolia*	5,4%	„

Die größte Menge ungesättigter Säuren bildet Oleinsäure, doch können wir infolge seiner hohen Jodzahl vermuten, daß das Tiliaöl irgendeine mehr ungesättigte Säure, vielleicht Isolinensäure enthält.

Verschiedene Tiliaarten haben eine ähnliche Ölcharakteristik. Während die morphologischen Merkmale sich sehr scharf unterscheiden, bleiben die physiologischen bei allen Arten fast konstant. Diese Erscheinung ist bedeutungsvoll, sie zeigt, daß die Variabilität des pflanzlichen Organismus unter äußeren Bedingungen sehr langsam vor sich geht. Erst entstehen äußere Veränderungen, auf Grund deren der Systematiker neue Arten unterscheiden kann, doch behalten diese Arten noch lange Zeit denselben Stoffwechsel und bilden Reservestoffe, welche ihre Vorfahren gebildet haben.

Untersuchen wir ferner das Ulmusöl. Ganz frische Samen von *Ulmus pedunculata* und *Ulmus campestris* der Ernte von 1913 habe ich aus dem Landwirtschaftl. Institut zu Moskau bezogen. Das Öl ist dunkelgrün, wird leicht fest und hat, nach Pawlenko, eine Schmp. von 5,7° C.[1])

Tabelle IV. Ölcharakteristik der Ulmusarten.

	Säurezahl	Verseifungszahl	Jodzahl	Hexabromidprobe	Tetrabromidprobe
Ulmus pedunculata	—	—	22,4	0,0	0,0
Ulmus campestris	24,4	—	22,7	0,0	0,0

Ungesättigte Säuren bilden einen gleichen Teil der Glyzeride; Linolen- und Linolsäure fehlen. Die Hauptmasse besteht aus gesättigter Säure. Pawlenko hat 52,6% Kaprilsäure gefunden.

Olea europaea ist eine bekannte, ölliefernde Pflanze. Ihre Früchte enthalten bis zu 30% Öl. *Olea ilicifolia*, ein Zierbaum, enthält 4—5% Öl.

	Jodzahl	Hexabromid	Tetrabromidprobe
Olea europaea	90	0,0	0,0
Olea ilicifolia	89,9—90,7	0,0	0,0

Es ist bekannt, daß *Olea europaea* nur eine ungesättigte Säure, die Oleinsäure bildet, deren Dibromid bei gewöhnlicher Temperatur flüssig ist, was auch für das Öl aus *Olea ilicifolia* charakteristisch ist.

Gehen wir nun von unseren eigenen Untersuchungen zur Literatur über, so können wir viele ähnliche Resultate finden; folglich reguliert derselbe physiologische Apparat den Ölbildungsprozeß. Die Öle von *Cucurbita pepo* und *C. citrullus*[2]) sind identisch. Sie enthalten gesättigte Palmitin- und Stearinsäure und ungesättigte Olein- und Linolensäure.

	Säurezahl	Verseifungszahl	Jodzahl
Cucurbita pepo	3,4	190,2	(119,7) 120,5
Cucurbita citrullus	3,9	189,7	(118) 121,1

Die Öle von *Citrullus colocynthis* und *Cucumis melo* haben fast gleiche Konstanten mit dem Öl von *Cucurbita*, und so finden wir dasselbe physiologische Merkmal bei verschiedenen Gattungen aus der Familie der *Cucurbitaceae*.

---

[1]) Pawlenko, Mitteil. Südruss. Technol. Gesellsch. 1911. No. 12. [Russisch.]

[2]) Power, Fr., u. Salvay, A., Chem. Unters. des Kürbissamens. (Journ. Amer. Chem. Soc. Vol. 32. 1910. p. 346 u. 360.)

A. Diederichs[1]) fand, daß das Öl der verwandten Arten *Vaccinium myrtillus* und *B. vitis Idaeae* identisch sind. Die Menge des Öls beträgt 32—33,3 %; seine Jodzahl = 167—169. Beide Arten enthalten Linolen- und Linolsäure.

Sehr viele Prunusarten besitzen ein Öl, welches mit dem bekannten Öl aus *Amygdalus communis* identisch ist, nämlich *Prunus communis (Amygdalus com.), P. Persica, P. Armeniaca, P. domestica, P. Cerasus.* Das Amygdalin, welches beim Pressen in das Öl von *Prunus cerasus* übergeht, verdirbt dieses Öl sehr leicht, indem es durch Emulsin zersetzt wird und dem Öl einen bitteren Geschmack verleiht.

Aus den obenerwähnten Beispielen ergibt sich als allgemeine Erscheinung, daß sich der Apparat, der beim Reifen der Samen den Ölbildungsprozeß reguliert, von einer Art zur andern in den Grenzen des Genus oder der Familie vererbt.

Die Variabilität der äußeren Merkmale strebt dahin, neue Arten zu schaffen; diese Arten aber bewahren ihre allgemeinen inneren Merkmale, die noch Jahrhunderte fortbestehen und für die Abstammung der Arten zeugen. Innere physiologische Merkmale stellen eine Kraft dar, welche die Grundmerkmale des pflanzlichen Organismus konstant zu bewahren bestrebt.

Die Identität der physiologischen Merkmale kann aber nicht unendlich sein; es ist a priori klar, daß wir bei systematischen Untersuchungen solche Arten finden müssen, bei denen physiologische Merkmale sich verändert haben. Bei vielen krautartigen Pflanzen finden wir dies wirklich.

Linum ist in dieser Beziehung sehr charakteristisch.

Ich habe folgende Arten untersucht: *Linum alpinum, L. austriacum, L. catharticum, L. flavum, L. perenne* und *L. usitatissimum.* Das Öl des angebauten *Linum usitatissimum* ist genau bekannt; es besteht nach Hazura[2]) aus Glyzeriden von 4 ungesättigten Fettsäuren, Olein-, Linol-, Linolen- und Isolinolensäure. Der Gehalt an gesättigten Säuren ist ganz unbedeutend. Das Öl hat bestimmte Zahlen, welche immer dieselben bleiben, wenn wir eine bestimmte Art (oder Sorte) unter ähnlichen Bedingungen kultivieren. Seine wichtigste Konstante, die Jodzahl, ist ca. 185—190 gleich. Das ist eine der höchsten Jodzahlen, welche in der Pflanzenwelt bekannt sind. Bei der Untersuchung wilder Arten beobachteten wir aber Jodzahlen, die noch viel höher waren und die Zahl 225 erreichten.

Es ist dabei zu bemerken, daß Linolen- und Isolinolensäure, welche in den Linumsamen sich bilden, die am wenigsten gesättigten bekannten Pflanzenölsäuren sind; ihre Anwesenheit bestimmt die Jodzahl. Stellen wir uns Öl vor, welches ausschließlich aus Glyzerin von diesen Ölen besteht, so wäre die Jodzahl eines solchen Öles

---

[1]) Diederichs, A., Über Samen und Samenöle der Heidel- und Preißelbeere. (Zeitschr. f. Unters. d. Nahrgs.- u. Genußm. Bd. 24. 1912. p. 575.)

[2]) Hazura, Zeitschr. f. angew. Chem. 1888. I. p. 312.

250—260 gleich. Wir finden also, daß in den wilden Linumarten die Jodzahl sich sehr wenig vom höchsten theoretischen Wert unterscheidet.

Tabelle V. Ölcharakteristik der Linumarten.

	Oel %	Säurezahl	Verseifungszahl	Jodzahl	Hexabromidprobe	Tetrabromidprobe
Linum alpinum	26,8	3,7	180,5	224,6—225,7	+	+
Linum perenne	11,83	4,1	197,5	221,2	+	+
Linum austriacum	19,4	6,4	193,4	218,1 - 219,4	+	+
Linum catharticum	24,626	—	193,2	179,9	+	+
Linum flavum	27,7	6,7	188,6	171,6	+	+
Linum usitatissimum	35,04	5,65	186,8	175,3	+	+

Das Linumöl ist hellgelb. Hexabromidprobe (mit Ausnahme von *L. catharticum* und *L. flavum)* sehr bedeutend. Schmp. 177—178° C. Tetrabromidprobe bei allen Arten sehr reich. Die Mengen der Linolensäure (nach der Hexabromidprobe) sind:

Linum alpinum	31,95 %	Linolensäure
Linum austriacum	27,77 %	„
Linum perenne	16,08 %	„
Linum usitatissimum	15,8 %	„

Wir finden in allen Ölen noch einen ölartigen Dibromid der Oleinsäure.

Je höher die Jodzahl ist, desto größeren Anteil nehmen die ungesättigten Säuren im Öl und desto kleineren die gesättigten. Nach Hazura enthält das Öl von *Linum usitatissimum* kleine Mengen gesättigter Säuren, während die wilden Arten fast keine besitzen. Die schwache Hexabromidprobe bei *Linum catharticum* und *L. flavum* zeigt deutlich, daß die ungesättigste Fettsäure wahrscheinlich Isolinolensäure ist, welche ein in Äther lösliches Hexabromid bildet.

Wir finden also in den Ölen von wilden und kultivierten Linumarten ähnliche Fettsäuren, nämlich Olein-, Linol-, Linolen- und Isolinolensäure. Es verändern sich dabei nur die quantitativen Verhältnisse der Säuren; die wilden Arten bilden mehr Linolen- und Isolinolensäure, die kultivierten bilden diese Säuren in kleineren Mengen; statt der ungesättigtesten Linolen- und Isolinolensäure enthält die angebaute Art weniger ungesättigte Oleinsäure. Das ganze System des Ölbildungsprozesses verschiebt sich zur Oleinsäure hin. Die Qualität der Säuren bleibt dieselbe. Die Bedingungen, welche die Linolen- und Isolinolensäurebildung begünstigen, sind bei *Linum usitatissimum* ungünstiger.[1]

---

[1] Die Jodzahl von *Linum usitatissimum* schwankt sehr stark; wir treffen sogar in der Literatur Zahlen für Samen aus Nordrußland von 190—195 und für Samen aus Kalkutta oder La Plata 160. Wir müssen jedoch diese Zahlen mit großer Vorsicht betrachten, denn wir wissen nicht genau, ob die Samen wirklich von *Linum usitatissimum* stammen und ob die untersuchten Samen vollständig reif waren. (Fahrion, Chemie der trocknenden Öle. 1913.)

Das Öl von *Linum perenne, L. alpinum* u. s. w. ist vom technischen Standpunkte aus besser als das Öl von *Linum usitatissimum*, denn es trocknet schneller als jenes.

Das Öl von *Cannabis* ist auch bei verschiedenen Arten (Varietäten) nicht ähnlich. Die Samen von *Cannabis* habe ich von Haage & Schmidt bezogen. Keimfähigkeit bis 90 %.

Tabelle VI. Ölcharakteristik von Cannabisarten.

	Säurezahl	Verseifungszahl	Jodzahl	Hexabromibprobe	Tetrabromidprobe
Cannabis pyramidales	8,5	197,4	195	+	+
Cannabis gigantea	—	—	184,6—185,4	+	+
Cannabis saliva	—	—	156,1	+	+

Die Hexabromidprobe ist positiv. Schmp. der Hexabromide 176—177°. Die Menge der Linolensäure nach dem Hexabromid beträgt bei

Cannabis pyramidalis	ca.	8 %
„ *gigantea*		5,09 %
„ *sativa*		3,6 %

Die Tetrabromidprobe sehr reichlich. Schmp. des reinen Tetrabromids 112—113° C. Das Öl aller 3 Cannabis enthält also Linolen- und Linolsäure. Es existiert aber auch eine dritte, ungesättigte Säure, welche bei gewöhnlicher Temperatur flüssiges Bromid bildet; *Cannabis sativa* enthält bekanntlich Oleinsäure.

Die letzte Gattung, welche ich untersucht habe, war *Papaver*.

Tabelle VII. Ölcharakteristik von Papaverarten.

	Oel %	Säurezahl	Verseifungszahl	Jodzahl	Hexabromidprobe	Linolsäure %
Papaver Rhoëas	38,37	17,6	184,1	176	0,0	33,9
„ „ *japonic.*	32,1	12,1	189,3	168,5	0,0	26,6
„ *monstrosum*	32,8	8,8	193,4	172,9	0,0	22,87
„ *laevigatum*	33,7	5,1	195,7	171	0,0	29,6
„ *pavonicum*	25,9	4,0	181,8	171,9	0,0	—
„ *giganteum*	40,50	7	192,4	167,6	0,0	33,8
„ *umbrosum*	—	8,5	184,1	164,4	0,0	17,66
„ *somniferum*	48	6	185	157	0,0	55

Das Öl von *Papaver somniferum* enthält bis 6 % gesättigte Säuren — Palmitin- und Stearinsäure. Die ungesättigten sind Olein- und in großer Menge Linolsäure; von Linolensäure bilden sich nur Spuren. *Papaver Rhoeas* enthält genau dieselben Fettsäuren. Die übrigen untersuchten Arten bilden aber keine Linolensäure.

Es verdient bemerkt zu werden, daß die Variabilität des Öls bei *Linus, Cannabis* und *Papaver* in einer Richtung erfolgt; die kultivierten Arten verlieren nach und nach die Fähigkeit, die am wenigsten gesättigte Linolensäure zu bilden. Aus unseren früheren Untersuchungen[1]) wissen wir schon, daß diese Fettsäure sich in den letzten Stadien des Reifens der Samen bildete. Was für Elemente, welche die Bildung der Linolensäure in der Pflanze besonders begünstigen, bei kultivierten Arten fehlen, ist sehr schwer zu sagen. Entweder sind es Elemente der anatomischen Struktur des Samens, oder es treten Veränderungen physiologischer Art ein, was wir aber nicht wissen. Niedere Pflanzen, Algen, Pilze u. s. w. bilden keine Linolensäure; letztere finden wir nur bei höheren Organismen. Die Fähigkeit, Linolensäure zu bilden, bekommen die Pflanzen durch die lange Evolution. Die Variabilität des Öls bei verschiedenen Arten desselben Genus tritt in der Bildung derselben Linolensäure hervor. Wir können noch eine Stufe in dem Ölbildungsprozesse konstatieren. Nehmen wir zwei Genera aus derselben Pflanzenfamilie, *Robinia pseudocacia* und *Caragana arborescens.*

Das Öl der ersteren besteht aus Stearin, Eruca, Olein, Linol- und Linolensäure-Glyzeriden.

Das Öl von *Caragana* enthält Stearin, Eruka, Olein und Linolsäure; den letzteren fehlt nur die Linolensäure.

An diesem Beispiele sehen wir, daß die Bedingungen (Fermente), welche die Bildung der Linolensäure bei *Robinia* begünstigen, bei *Caragana arborescens* verschwinden. Die Veränderungen des physiologischen Merkmals äußern sich in dem Wegfallen eines Gliedes.

Wir konstatieren also drei Erscheinungen in der Pflanzenwelt: Die verwandten Arten haben ähnliche Ölbildungsapparate, ihre physiologischen Merkmale sind gleich; solche Verhältnisse haben wir bei *Pinus abies, Tilia, Ulmus, Olea, Cucurbita* u. s. w. beobachtet. In einer anderen Reihe der Fälle finden wir, daß das physiologische Merkmal sich von am meisten ungesättigten Fettsäuren zu den gesättigten verschiebt. Linum-, Cannabis- und Papaverarten zeigen solche Verhältnisse. Die letzte Stufe, das Verschwinden eines Elementes des Öls, finden wir in weit voneinander stehenden Arten, in verschiedenen Genera derselben Familie, bei *Robinia pseudocacia* und *Caragana arborescens (Leguminosae)*.

Wir haben für unsere Untersuchungen das Öl ausgewählt. Natürlich, jede Substanz, Proteine, Kohlehydrate, Glukoside, Alkaloide u. s. f., können ähnliche Verhältnisse zeigen, und vielleicht könnten wir auch bei diesen Substanzen drei Stufen von Variabilität konstatieren. Solche Untersuchungen wurden noch nicht unternommen.

---

[1]) Ivanow, Sergius, Über den Stoffwechsel beim Reifen ölhaltiger Samen, mit besonderer Berücksichtigung der Ölbildungsprozesse. (Beihefte z. Bot. Centralbl. Abt. I. Bd. XXVIII. 1912. p. 159.)

Die erste von unseren drei Stufen der Variabilität, und zwar die Ähnlichkeit des physiologischen Merkmales bei verschiedenen Arten desselben Genus, kann als Mittel zur Kontrolle der Verwandtschaft zweifelhafter Organismen dienen. Wenn verschiedene Pflanzen durch Wasser oder Wind, durch Vögel oder das Eis der Eisperiode sehr weit auf der Erdfläche verbreitet werden, so verändern sich die morphologischen Merkmale sehr stark, und es ist oft sehr schwer, die Stelle der Pflanze im natürlichen Pflanzensystem zu finden. Die Untersuchung des physiologischen Merkmals kann diese Frage lösen.

So bilden die Pflanzen der Familie der *Dipsacaceae* ein besonderes Chromogen, das Dipsacan, welches andere Pflanzen nicht bilden. Das zweifelhafte Genus *Morina* enthält aber dieses Chromogen in keinem Stadium seiner Entwicklung. Tine Tammes[1]), welchem wir ausführliche Untersuchungen dieses Chromogens in der Pflanze verdanken, schließt daraus, daß *Morina* nicht zu den *Dipsacaceae* gehört, sondern zu einer besonderen Familie abzuteilen sei. Dieser phytochemische Schluß stimmt mit dem rein morphologischen Schluß von van Tieghem überein, der große Unterschiede in der Struktur der Blüten, Früchte und Samen zwischen *Morina* und *Dipsacaceae* gefunden hat. Wir haben uns schon überzeugt, daß die physiologischen Merkmale sich viel langsamer wie die morphologischen verändern. Stellen wir uns vor, daß jeder Organismus viele hunderte und tausende solcher physiologischer Merkmale besitzt. Mit der Zeit verändern sich einige von ihnen, andere bleiben noch lange Zeit konstant und zeugen von der „Blutsverwandtschaft" verschiedener Arten und Genera. Es ist nicht immer leicht, solche für ein ganzes Genus gemeinsame Stoffe u. s. w. zu finden, doch vermuten wir, daß solche Substanzen in jedem Genus existieren. Wenn mit der Zeit solche Substanzen gefunden werden, werden wir ein natürliches Pflanzensystem besitzen, welches auf sicherem Facta begründet sein wird.

Die untersuchten Tiliaarten stehen miteinander in naher Verwandtschaft. Die Verwandtschaft der Linumarten geht weiter. Unsere phytochemische Methode stimmt genau mit der Kreuzungsmethode überein. Dr. Tine Tammes[2]) hat Kreuzungen zwischen *Linum perenne* und *L. austriacum* und *L. usitatissimum* mehrmals untersucht, aber jedesmal erfolglos. Die wilden Arten können nicht mit der kultivierten gekreuzt werden. Die Kreuzung von *Linum angustifolium* und *L. usitatissimum* gelingt vollkommen.

Es ist bekannt, daß die Befruchtung, welche eine gesunde Nachkommenschaft gibt, in der Natur in sehr engen Grenzen stattfindet. Nur sehr nahe verwandte Arten geben negative Resultate. Es wäre sehr wünschenswert, Bastarde von *Linum perenne* × *L. usitatissimum* zu bekommen. Bei der Bastardierung vererbt die Nachkommenschaft die Merkmale beider Eltern und es wäre sehr wichtig, der kultivierten Art die Fähigkeit, ein besseres Öl zu bilden, welche ihr während der Evolutionszeit verloren gegangen ist, wieder beizubringen.

---

[1]) Tine Tammes, Notiz über das Vorkommen von Dipsacan bei den *Dipsacaceae*. (Rec. des trav. botan. Neerland. 1911. p. 369.)

[1]) Tine Tammes, Das Verhalten fluktuierend variierender Merkmale bei der Bastardierung. (Rec. d. trav. bot. Neerland. 1911. p. 201.)

Die Versuche von Prof. Baur mit der Kreuzung von *Antirrhium glutinosum* Boiss. × *A. majus* sind höchst interessant. Diese Arten sind morphologisch verschieden, die physiologischen Merkmale sind aber ähnlich. Die Kreuzung gelingt, doch sind die morphologischen Merkmale so mannigfaltig, daß die Nachkommenschaft mehrere hunderte von Formen bildet. Diese Bastarde lehrten bekanntlich Lotsy die große Bedeutung der Kreuzung für den Prozeß der Artbildung erkennen.

Wir sind der Ansicht, daß das Gelingen oder Nichtgelingen der Kreuzung sehr stark von der Ähnlichkeit der physiologischen Merkmale der gekreuzten Organismen zusammenhängt. Beide gekuppelten Kerne haben bestimmte Merkmale und bestimmte Tendenzen zum Stoffwechsel. Diese Tendenzen sind mannigfaltige.

Wir haben schon gesehen, daß das physiologische Merkmal einem ganzen Apparate mit einem Komplexe von Fermenten entspricht, welches bestimmte Prozesse im Leben der Pflanze hervorruft. Wenn die physiologischen Merkmale einer Art, also ganze Komplexe von Bedingungen, den anderen entsprechen, gelingt die Kreuzung, und die Nachkommenschaft ist gesund; sind die physiologischen Merkmale, also die chemischen Tendenzen der Organismen verschieden, so bekommen wir keine Nachkommenschaft. Es genügen nur kleine Unterschiede in der Tendenz zum Stoffwechsel der gekreuzten Organismen, damit die Fermente nicht koordiniert arbeiten; der Stoffwechsel hat keinen bestimmten Plan und die befruchtete Zelle kann sich unter solchen Bedingungen nicht entwickeln.

Die Änderung der physiologischen Merkmale macht den künstlichen und natürlichen Kreuzungen ein Ende.

Während seiner Reise durch Mittelasien hat S. Korschinsky[1]) eine hochinteressante Hybride (*Cucumis Melo* L. × *Citrullus vulgaris* Schrad.) beobachtet. Oben haben wir gesehen, daß die physiologischen Merkmale der Genera sehr ähnlich sind. Beide haben gleiche Apparate, welche beim Reifen der Ölbildungsprozesse regulieren. Vom Standpunkte der Ähnlichkeit der physiologischen Merkmale sind solche bigenere Hybriden daher möglich.

Der Stoffwechsel der Pflanzen regelt sich nach einem streng bestimmten Plane. Jede Pflanze bildet spezifische Fermente, welche in ihrem Leben eine große Rolle spielen. Die Pflanze assimiliert nicht fremde Substanzen, welche wir künstlich in ihre Zelle einführen. Es sind dafür in der Literatur mehrere Beispiele zu finden. So können Blätter, welche in der Dunkelheit Stärke verloren haben, sie nicht aus willkürlichen Alkoholen wieder bilden. Die Blätter der *Oleaceae* bilden Stärke aus Mannit und nicht aus

---

[1]) Korschinsky, S., Über eine neue Hybride (*Cummis Melo* L. × *Citrullus vulgaris* Schrad.). (Bull. de l'Acad. Imper. d. Scienc. de St. Petersburg. 1897. p. 321—324.)

Dulcitlösungen; die Blätter der *Rosaceae* bilden sie aus Sorbit und nicht aus Mannit oder Dulcit.[1])

Die Blätter von *Adonis vernalis*[2]) können zu diesem Zwecke Adonit verarbeiten, nicht aber Mannit oder Glyzerin.

Der Zusammenhang zwischen dieser Erscheinung und dem gewöhnlichen Stoffwechsel der Pflanzen ist klar: die *Rosaceae* bilden den sechswertigen Alkohol Sorbit *(Sorbus Aucuparia)*; *Oleaceae* bildet ihr Öl aus Mannit und *Adonis* enthält den spezifischen Alkohol Adonit. Alle diese Substanzen nehmen Anteil an gewöhnlichem Stoffwechsel der entsprechenden Pflanzen; andere Alkohole sind der Pflanze fremd; sie hat keine Kräfte (Fermente), um sie selbst beim Hungern zu assimilieren.[3]) Ich möchte zum Schluß die Beziehungen unserer Untersuchungen zur Evolutionstheorie erwähnen.

Die Evolutionstheorie von Darwin erkennt nur die langsame Entwicklung der pflanzlichen Organismen an. Durch die Anhäufung von kleinen, wenig bemerkbaren Veränderungen bilden sich neue Arten in der Natur.

Hugo de Vries[4]) lehrt, daß neue Arten plötzlich als Mutanten erscheinen. Könnten wir uns vorstellen, daß die physiologischen Merkmale sich auch plötzlich bilden? Solche Prozesse können meiner Meinung nach in der Natur nicht existieren. Wir haben schon gesehen, daß die Evolution der physiologischen Merkmale viel langsamer erfolgt als die der morphologischen. Wir konstatierten auch eine sehr wichtige Erscheinung, nämlich daß die physiologischen Merkmale sehr beständig sind. Diese Erscheinung steht in Widerspruch mit der Idee der Mutaten. „Physiologische“ Mutanten existieren nicht.

Die Arten als Komplexe morphologischer und physiologischer Merkmale bilden sich durch langsame Evolution. Die Variabilität und Evolution der physiologischen Merkmale ist leichter vom Darwinschen Standpunkte aus zu begreifen als von dem von H. de Vries.

Ist unsere Idee richtig und haben die physiologischen Merkmale die Evolution analog der Evolution der morphologischen durchgemacht, so hoffen wir, daß die vergleichende Untersuchung der pflanzlichen Arten für jede Gruppe der Pflanzen gemeinsame Substanzen entdecken wird; diese gemeinsamen Substanzen können einem neuen Pflanzensystem zu Grunde gelegt werden, welches sich dann auf feste, sichere Merkmale stützen wird. Der genetische Zusammenhang der Arten wird dann in voller Klarheit zu

---

[1]) Treboux, Stärkebildung aus Sorbit in der Familie *Rosaceae*. (Ber. d. d. b. Ges. 1909. p. 507.)

[2]) Treboux, Stärkebildung aus Adonit bei *Adonis vernalis*. (Ber. d. d. Ges. 1909.) — Frankland, E., Armstrong. Die einfachen Zuckerarten und die Glukoside. 1913. p. 96.

[3]) Der Gedanke, daß Mannit und andere Stoffe nur den Pflanzen assimiliert werden, in welchen sie sich gewöhnlich bilden, wurde zuerst von A. Meyer ausgesprochen.

[4]) Hugo de Vries, Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. 1905.

Lichte kommen; was jetzt im Stoffwechsel zufällig spezifisch für jede einzelne Pflanze erscheint, wird bei systematischen Untersuchungen in einem neuen Lichte hervortreten und als Glied einer bestimmten Kette der Stoffwechselprozesse seinen richtigen Platz finden.

Resumé.

1. Es gibt in den Pflanzen zweierlei Merkmale, die morphologischen und die physiologischen. Das physiologische Merkmal besteht in der Fähigkeit der Pflanzen, bestimmte Substanzen zu bilden.
2. Das physiologische Merkmal bildet einen sehr komplizierten Apparat mit einem Komplex von Fermenten. Dieser Apparat entwickelt sich während des Lebens der Pflanze und kann als Prozeß studiert werden.
3. Die physiologischen Merkmale sind von äußeren Bedingungen weniger abhängig als die morphologischen. Erstere streben, die Art unverändert zu bewahren, die zweiten verändern sie und bilden neue Arten.
4. In den Grenzen bestimmter Genera verändern sich die physiologischen Merkmale sehr langsam und quantitativ, aber nicht qualitativ. Untersuchen wir die Fähigkeit der Pflanzen, Öl zu bilden, so finden wir, daß die Variabilität der Fähigkeit in dem Verschwinden der Bedingungen, die am wenigsten gesättigte Linolensäure begünstigen, hervortritt.
5. Statt ein zufälliges muß ein natürliches System der pflanzlichen Öle aufgestellt werden.

Zur Keimung der Bambuseen.

Von

J. Velenovský, Prag.

Mit Tafel I.

In dem Supplement zu meiner „Vergl. Morphologie“ (IV. Teil, 1913) habe ich die Keimung der brasilianischen Graminee *Streptochaeta* eingehend beschrieben und zuerst darauf hingewiesen, daß diese Graminee ihre morphologischen Bestandteile bei der Keimung ganz abweichend von allen anderen Gramineengattungen entwickelt, indem sie ein normales, mit seinem Rücken zur Karyopse und zugleich zum Skutellum gekehrtes Keimblatt trägt, welchem erst das zweite Scheidenblatt folgt, in welchem die Koleoptile der anderen Gramineen nicht zu verkennen ist. Auf diese Weise wurde nun festgestellt, daß unsere Darlegung des Skutellums und des Epiblasts an der Keimpflanze der Gramineen ganz richtig ist („Vergl. M.“ III. T.). Es wurde daselbst ebenfalls betont, daß die Gattung *Streptochaeta* eine atavistische Gattung in der Fam. der Gramineen darstellt, aus einer Verwandtschaft, aus welcher gewiß alle unzähligen Gattungen dieser allweltlichen Familie hervorgegangen sind, mit der eigentümlichen morphologischen Anpassung, daß das Keimblatt (weil der Embryo, so zu sagen, dem Endosperm seitlich angeklebt erscheint) unterdrückt wurde, während das Skutellum im Umfange mächtig zugenommen und das erste Scheidenblatt infolge der Keimblattreduktion die Lage des Keimblatts eingenommen hat. Hin und wieder erscheint als Relikt des ehemaligen Keimblatts der Epiblast, und zwar auf der entgegengesetzten Seite, wohin derselbe vom mächtigen Skutellum verdrängt wurde.

Die vollständige Zusammensetzung der Blüte der G. *Streptochaeta* (vergl. auch bei J. Schuster, Morphol. d. Grasblüte, 1910) steht sonach im besten Einklange mit der atavistischen Keimung dieser Gattung. Die Gattung *Oryza* offenbart die erste Reduktion der Blüte, indem da schon nur zwei Lodiculae (das Perigon) in die Erscheinung treten. Hier findet man aber gleichzeitig die Reduktion des Keimblatts in der Weise, daß dasselbe einen, an allen Seiten gleichmäßig entwickelten Ring ausgestaltet, so daß seine abgekehrte Stellung noch nicht deutlich zu Tage tritt.

Bei diesem vergleichenden Studium ging mein lebhafter Wunsch dahin, auch die Gattung *Bambusa* in ihrer Keimung untersuchen zu können, denn ich ahnte mit fast fester Überzeugung, daß hier die ursprüngliche Ausbildung des Keimblatts ganz auf dieselbe Art und Weise wie bei *Streptochaeta* vor sich gehen müsse, da die *Bambusa* nicht nur in der Blütenausbildung einen atavistischen Plan besitzt, sondern auch in den vegetativen Teilen (den Blättern, dem Stengel) so stark von den modernen Gramineen abweicht, daß die Bambuseen nebst der genannten *Streptochaeta* gewiß die archaistische Gramineengruppe repräsentieren. Ich habe mit der Bitte, mir Samenproben von der Gattung *Bambusa* zur Kultur zu übermitteln, alle Botaniker in den Tropenländern belästigt, von den meisten auch tatsächlich reife und frische Früchte erhalten, welche jedoch, als sie ausgesät wurden, nie aufkeimten. So sind etwa 4 Jahre mit erfolglosen Versuchen verflossen. Worin die Ursache des Verlustes der Keimfähigkeit dieser Bambusafrüchte lag, ist mir bis heute nicht klar, da ja auch bekannt ist, daß die Gramineenfrüchte sonst ihre Keimfähigkeit lange Jahre hindurch zu bewahren pflegen. Die gleiche Erfahrung, wie bei *Bambusa*, machte ich indessen auch mit den Früchten der *Zizania aquatica*, welche ich wiederholt von den verschiedensten botanischen Gärten bestellt habe, aber niemals zur Keimung zu bringen vermochte. Erst die schon aufgekeimten Früchte aus Dublany lieferten mir das schon so lange sehnlichst gewünschte Studienmaterial.

Auch heuer, im Monat August, erhielt ich wiederholt aus Ostindien (von Herrn J. Blatter in Bombay) fünf Proben von Bambusafrüchten, von denen die *B. arundinacea* zu meiner nicht geringen Freude nach 14 Tagen reichlich aufzukeimen begann. Die jungen Keimpflanzen haben mir die angenehmste Überraschung bereitet, denn sie zeigten dieselbe archaistische Keimungsart wie die Gattung *Streptochaeta*, ganz wie ich es vorausgesetzt habe. Hier mag mit Nachdruck hervorgehoben werden, daß die vergleichende Morphologie als die wichtigste und für die ganze übrige Botanik grundlegendste Wissenschaft anzusehen ist. Denn, wenn man auf Grundlage einer Theorie Schlüsse aufbaut, welche dann nachträglich durch die praktische Untersuchung bestätigt werden — so kann man derartige Theorien nicht bedeutungslose Phantasien nennen.

Auf der Keimpflanze der *Bambusa arundinacea* beobachtet man zuerst ein mächtiges scheibenförmiges Skutellum (sc), von dem sich ganz selbständig ein kurzes scheidenartiges Keimblatt (II, III, c) differenziert. Dieses Keimblatt ist mit dem Rücken dem Skutellum (und der Karyopse) zugekehrt, auf der anderen Seite ein wenig zerschlitzt und oben schwach ausgerandet, wie es regelmäßig bei den zweigliederigen Monokotylenblättern der Fall zu sein pflegt. Aus der Ausrandung gelangt sodann die kleine Spreitenspitze zum Vorschein, wie es auch an den folgenden zwei Scheidenblättern, (d, e) zu sehen ist. Von der Ausrandung laufen auch zwei Leisten herunter, wodurch das Keimblatt am Rücken zweikielig erscheint, gewiß infolge der Andrückung an das Skutellum im Embryonalstadium. Nach dem Keimblatte folgen zwei mit mehreren Nerven versehene Scheidenblätter (d, e), von welchen das erste ganz normalerweise dem Keimblatt gegenübersteht. Dieses ist nun dasselbe Organ, welches man mit dem Namen „Koleoptile“ belegt. Es ist wohl von Interesse, daß auch die *Oryza* zwei ähnliche Scheidenblätter besitzt. Das dritte Phyllom ist schon als gewöhnliches Laubblatt, mit gestielter Spreite entwickelt.

Diese Keimungsverhältnisse entsprechen also in jeder Beziehung der Keimung der meisten Monokotylen, überhaupt wo ebenfalls nach einem scheidenartigen Keimblatt 1—2 Scheidenblätter folgen, nur pflegt die Hauptwurzel verhältnismäßig seicht unter der Embryooberfläche sich anzulegen und hierdurch eine kaum deutliche Koleorhiza zu bilden, während bei der *Bambusa* die Hauptwurzel tief unter der Embryooberfläche sich anlegt und zuletzt aus einer langen scheidenartigen Koleorhiza hervorbricht. Dieses Merkmal ist mitunter für alle Gramineen charakteristisch. Der Hypokotylteil ist auch hier nicht ausgestaltet.

Wenn später Adventivwurzeln erscheinen, so treten sie seitlich aus der Kotyledonarbasis hervor, was übrigens auch bei anderen Gramineen vorkommt. Die Hauptwurzel ist sehr lang und mächtig, an der Oberfläche reichlich behaart und es dauert lange Zeit, bis endlich die zahlreichen Adventivwurzeln ihre Stelle vertreten.

Eine zweite Bambusee, welche ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, ist das *Schizostachyum acutiflorum* Munr., für deren Zusendung ich dem Herrn Prof. E. Merill in Manila zu innigstem Danke verpflichtet bin. Herr Prof. Merill hat mir schon aufgekeimte, in Kohlenstaub eingelagerte Früchte von den Philippinen übermittelt, von denen glücklich die Hälfte in gesundem Zustande nach Europa gelangte. Die Karyopsen dieser auf den Philippinen endemischen Bambusee sind von allen mir bekannten Bambuseenfrüchten abweichend durch die bedeutende Größe und die kugelige Form. Der Embryo ist außerdem nicht am Grunde der Karyopse, sondern seitlich eingefügt (IV), infolgedessen die junge Keimpflanze aus der wagerecht hingestreckten Karyopse senkrecht emporsteigt (VII, VIII). Die Keimung beginnt mit dem Hervortreten der Hauptwurzel (IV). Wenn man das ziemlich starke Perikarp ablöst, so erblickt man in diesem Stadium, daß der Embryo aus einem, mit dem Rücken dem mächtigen Endosperm zugekehrten, scheidenartigen, vorne jedoch mit freien Rändern versehenen Keimblatte und unter demselben aus der Koleorhiza besteht (IV, V). Ein Skutellum ist hier bisher nicht entwickelt, statt desselben sieht man am Grunde des Embryos eine winzige Ferse (h), welche mit dem Endosperm in Verbindung steht, indem an dieser Stelle auch einige Leitstränge zusammenlaufen. Das Keimblatt selbst ist scharf und lose vom Endosperm abgetrennt, so daß es gewiß die Funktion des Haustoriums nicht zu versehen vermag (VI).

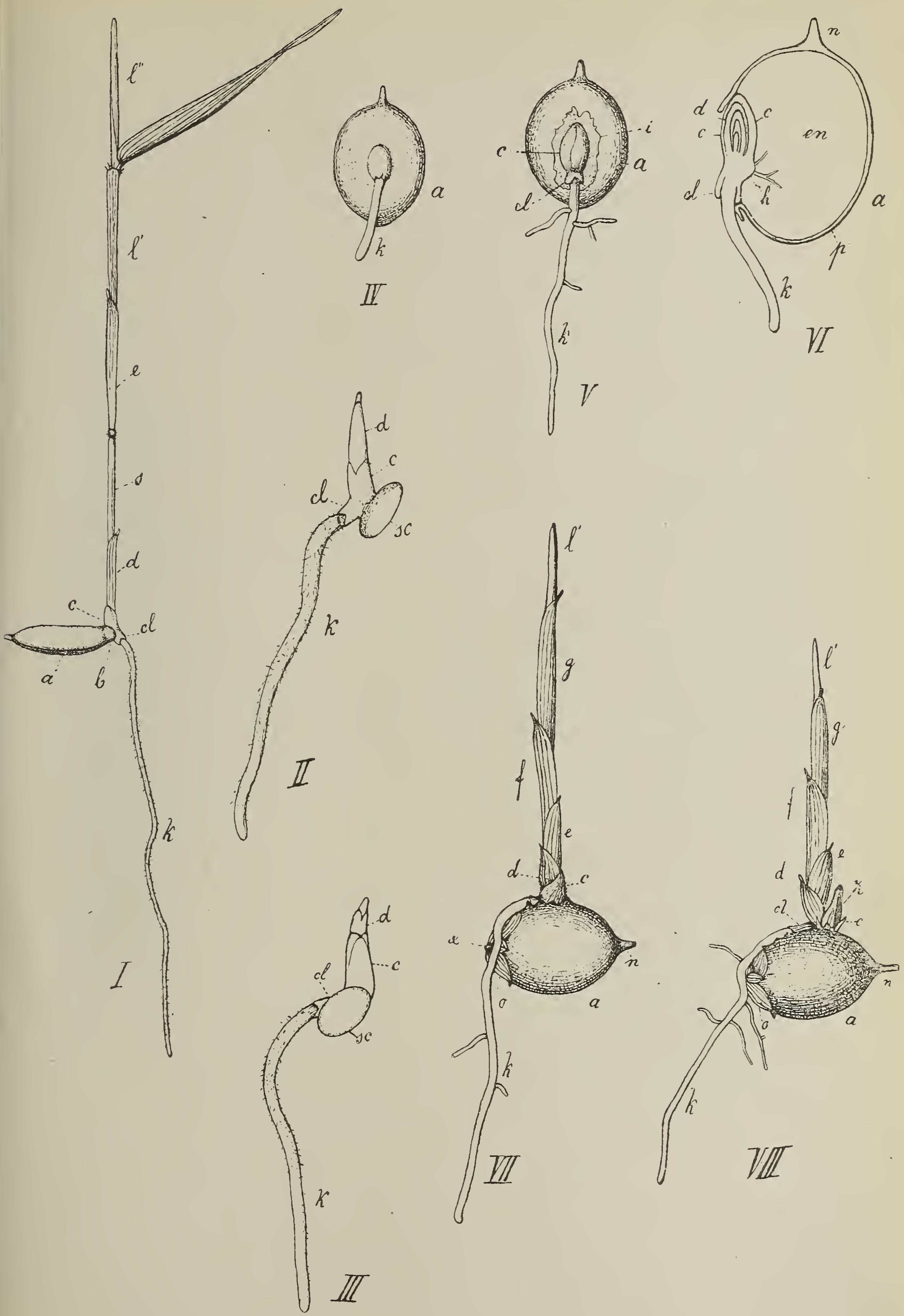
Wenn nun die Keimpflanze über die Erde emporsteigt (VII), so erscheint das Keimblatt als eine behaarte, feste Scheide (c), welcher eine andere aber ziemlich ähnliche, mehrnervige Scheide (d) gegenübergestellt ist. Dieser folgen alsdann noch drei mehrnervige Scheiden in zweizeiliger Stellung, bis endlich ein Laubblatt (l) hervorsprießt. Die Scheiden folgen dicht nacheinander, so daß der Halm nicht wahrzunehmen ist.

Sehr häufig geschieht es, daß am Grunde des Keimsprosses noch ein zweiter Basalsproß in Erscheinung tritt (VIII, z). Dieser ist bloß als Tochtersproß des Embryonalsprosses anzusehen, was auch seine Stellung in der Kotyletonarachsel und die adossierte Stellung seiner ersten Niederblätter bestätigt. Es gelangen wahrscheinlich noch weitere Basalsprosse zur Entwicklung, wodurch der rasige Wuchs der Bambusa angelegt wird. Dies kommt auch bei der vorher beschriebenen *B. arundinacea* nicht selten vor.

Hiermit haben wir die Embryonal- und Keimungsverhältnisse der Philippiner Bambusee in Kürze dargestellt. Wir sehen, daß auch hier das Keimblatt ganz normal entwickelt und an der Keimpflanze gestellt ist. Das Skutellum, welches bei der *Bambusa arundinacea* so stark ausgebildet erscheint, ist hier nur durch ein winziges Haustorium (h) vertreten — es ist demzufolge noch ein primäreres phylogenetisches Stadium. Auf die archaistische Form der Keimpflanze der Gräser in diesem Falle weisen auch die vier mehrnervigen Schuppen hin, welche dem Keimblatte folgen und von denen bei *Bambusa arundinacea* nur zwei entwickelt waren. Es ist bekannt, daß die Gramineen durchaus bloß eine derartige Schuppe (Scheidenblatt) entwickeln und daß dieselbe Koleoptile benannt wurde. Die mannigfaltigen Monokotylen zeigen ebenfalls, daß ein einziges Scheidenblatt sehr häufig entwickelt ist, es gibt aber immerhin auch Fälle, wo dem Keimblatte gleich ein Laubblatt folgt — was wohl als das in der phylogenetischen Reihe am meisten degenerierte Stadium zu verstehen wäre.

Vergleicht man nun die Keimungsgeschichte der zahlreichen Gramineen, wie dieselbe in meiner „Vergl. Morphologie“ dargestellt ist, so wäre *Streptochaeta* in der phylogenetischen Kette auf der ersten Stelle, *Schizostachyum* auf der zweiten, *Bambusa arundinacea* auf der dritten, *Oryza* auf der vierten, *Zizania* und *Stipa* auf der fünften einzureihen, während alle übrigen unzähligen Gramineen den modernen, jungen Typus vorstellen. Es ist gewiß merkwürdig, daß mit dieser phylogenetischen Entwicklung auch die Entwicklung des Blütenplans im Einklang steht. Und daß *Streptochaeta* und die *Bambusa* als archaistische Gramineen aufzufassen sind, wird nebstdem durch andere morphologische Befunde, sowie durch die palaeontologischen Entdeckungen erwiesen.

Dem bereits Gesagten gemäß sind die rezenten Gramineen als ein Pflanzentypus aufzufassen, welcher sich erst im Tertiär entwickelt und über die ganze Erdoberfläche verbreitet hat. Ihre Abstammung aber verdanken die Gramineen einem Monokotylentypus, welcher den übrigen Monokotylen gleichgestaltet war, die trimere und fünfkreisige Blüte aufwies und eine gleichgestaltete Keimung mit einem scheidenartigen Kotyledon besaß. Die Reduktion in den Blütenteilen fand bei den Gramineen in viel größerem


l''
l'
e
s
d
c
cl
a
b
k
I
a
k
IV
c
i
a
cl
k
V
n
d
c
c
en
d
h
a
p
k
VI
d
c
cl
sc
k
II
l'
g
f
e
d
c
x
n
o
a
k
VII
l'
g
f
e
d
x
cl
c
n
o
a
k
VIII
d
c
cl
sc
k
III

J. Velenovský. Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.

BRITISH MUSEUM B D NATURAL HISTORY

Maße statt, als bei den übrigen Monokotylen. Die mächtige Entwicklung des Endosperms und die Verdrängung des Embryos auf eine Seite hin hatte weiter die Unterdrückung des Kotyledons zur Folge. Die Unterdrückung so vieler Blütenteile ist gewiß in der mächtigen Entwicklung der Hüllspelzen zu suchen, welche die Funktion des Perigons vorteilhaft versehen und zugleich der Ausbildung aller 6 Stamina wenig Platz gewähren. Dieser Mangel, sowie die Anlage eines einzigen Embryos in der Blüte wird durch die reichblütige Infloreszenz ersetzt.

Erklärung der Tafel.

Keimung der Bambuseen. I—III. *Bambusa arundinacea* L. IV—VIII. *Schizostachyum acutiflorum* Mr. a) Caryopse; b) die Stelle, wo in der Caryopse das Skutellum eingebettet ist; c) Keimblatt, mit dem Rücken zum Skutellum gekehrt; d, e, f, g) die Niederschuppen; l', l'') die ersten Laubblätter; s) Halm; k) Hauptwurzel; sc) Skutellum; i) vom Perikarp entblößte Stelle, wo der Embryo eingefügt ist; en) Endosperm; p) Perikarp; e) Griffelbasis; x) Blütenstiel; o) Bestandteile des Blütenährchens; cl) Coleorhiza; z) Seitensproß in der Keimblattachsel.

Fig. I. Keimpflanze, schwach vergr.
„ II. Junges Stadium aus der Caryopse herausgenommen, von der Seite.
„ III. Dasselbe von der Rückseite beobachtet.
„ IV. Caryopse (etwa erbsengroß) im ersten Keimungsstadium.
„ V. Embryo vom Perikarp entblößt.
„ VI. Dasselbe im Durchschnitt.
„ VII. Junge Keimpflanze, ein wenig vergr.
„ VIII. Eine Keimpflanze, welche einen basalen Seitensproß zeigt.

Über den Einfluß des gegen die Norm erhöhten Kohlensäuregehalts auf die Entwicklung und Transpiration der Pflanzen.

Von

N. Kisselew, Moskau.

Mit Tafel II und III und 3 Abbildungen im Text.

Mit der Frage über den Einfluß des gegen die Norm erhöhten Kohlensäuregehalts der Atmosphäre auf die Entwickelung der Pflanzen haben sich Adolf Mayer¹), Demoussy²), Brown und Escombe³) und in der letzten Zeit H. Fischer⁴) beschäftigt.

Mayer und Brown konnten keine günstige Einwirkung des erhöhten Kohlensäuregehalts nachweisen, das Wachstum der Pflanzen war in diesen Verhältnissen keineswegs gefördert, ja es vollzog sich sogar schwächer, als in normaler Luft, wie es Brown nachwies. Demoussy und Fischer kamen zu einem ganz anderen Resultat. Fischer fand, daß die Entwicklung einer ganzen Reihe von Pflanzen bei erhöhtem Kohlensäuregehalt der Luft sich schneller und besser vollzieht. Der Unterschied, den die genannten Forscher erhielten, wurde wahrscheinlich nicht soviel durch die Verschiedenheit der CO_2-Quellen, worauf Demoussy hindeutete, wie durch die Verschiedenheit der Versuchsbedingungen hervorgerufen: nach Zufuhr bestimmter CO_2-Mengen in die Räume, worin die Pflanzen kultiviert wurden, bestimmten die genannten Forscher weiterhin nicht ihren Gehalt an CO_2, der sich ändern konnte.

Die vorliegende Arbeit hatte zum Ziel, ähnliche Versuche auszuführen, wobei erstens der Kohlensäuregehalt der Luft während der ganzen Dauer der Versuche zu kontrollieren, und zweitens die Einwirkung des gesteigerten CO_2-Gehalts auf die Transpiration festzustellen war.

---

¹) Landw. Vers.-Stat. Bd. 48. 1897. p. 61.

²) Compt. Rend. des Séan. de l'Acad. d. Sc. Paris. 1903. p. 325.

³) Proceed. Roy. Soc. London. 1902. p. 397.

⁴) Gartenflora. 1912. p. 298.

Die Pflanzen wurden in 2 Glashäusern kultiviert, von denen jedes von 1500 Lit. Innenraum besaß. Es waren Versuchshäuschen und Kontrollhäuschen. In das erste wurde aus einer Bombe mit komprimierten Gas CO_2 eingeführt, das zweite enthielt Luft mit normalem CO_2-Gehalt. Die aus der Bombe eingeleitete CO_2 wurde mittels conc. H_2SO_4 und conc. Sodalösung gereinigt. Nach gewissen Zeiträumen wurde die Luft der Glashäuschen untersucht, wozu von Zeit zu Zeit abgemessene Mengen derselben durch Pettenkoffersche Röhre mit $Ba(OH)_2$ durchsaugt wurden.

Es wurden zwei Versuchsreihen angestellt. In der ersten Reihe wurden die Pflanzen in Blumentöpfen kultiviert; die Glashäuschen befanden sich im Treibhause, welches auf dem Dache des Botanischen Instituts eingerichtet ist; während der zweiten Versuchsreihe befanden sich die Glashäuschen in freier Luft und die Pflanzen wuchsen direkt im Boden.

Die erste Versuchsreihe wurde am 8. Mai begonnen und am 5. Juli abgeschlossen. Zu den Versuchen wurden folgende Pflanzen gewählt:

Mimulus mochatus, 10 Exempl.
Impatiens balsamina, 10 Exempl.
Tropaeolum majus, 6 Exempl.
Tropaeolum nanum (King of Tom-Tum), 6 Exempl.
Fuchsia hybrida, 12 Exempl.
Begonia semperflorens, 12 Exempl.
Petunia multiflora hybrida, 12 Exempl.
Lobelia erinus, 10 Exempl.
Matthiola annua, 6 Exempl.
Reseda odorata, 4 Exempl.

Diese Pflanzen wurden ca. 20 Tage vor Beginn der Versuche ausgesät. Um die Entwicklung der Pflanzen im Versuchs- und Kontrollhäuschen möglichst genau vergleichen zu können, suchte ich aus einer Menge von Sämlingen möglichst gleich entwickelte Paare aus. Wo dennoch ein merklicher Unterschied nicht zu vermeiden war, wurde oft das schwächere Pflänzchen in dasjenige Häuschen gesetzt, welches eine Zugabe von CO_2 erhielt, das stärkere Exemplar ins Häuschen mit normaler Luft. Die Blumentöpfe mit den Versuchspflanzen standen in Unterschalen auf einem großen Eisenblech, welches der Größe der Bodenfläche des Häuschens angepaßt war.

Zur Erhaltung der Feuchtigkeit war das Eisenblech mit Wasser gefüllt; die Innenwände der Häuschen wurden außerdem reichlich mit Wasser bespritzt. Das Häuschen mit normalem CO_2-Gehalt wurde den ganzen Tag durchlüftet, wozu mittels einer Wasserpumpe Luft durchgezogen wurde; bisweilen wurde auf einige Minuten auch die Tür geöffnet. Die CO_2-Zufuhr begann um 6 Uhr morgens und wurde täglich gleichmäßig mehrere Male wiederholt. Abends wurden die Türen beider Häuschen bis zum folgenden Morgen aufgemacht. Während der Versuche wurden die Pflanzen gewogen, gemessen, ihr Gesamtaussehen und ihre

Blühwilligkeit beobachtet. Von Zeit zu Zeit wurde die Luft analysiert. In dem Kontrollhäuschen, das normale Luft enthalten sollte, konnte ich in 10 Lit. 3,2—3,5 ccm CO_2 finden. Für das Versuchshäuschen sind die entsprechenden Ergebnisse und die Zeit der Luft-Analysen in folgender Tabelle ausgeführt.

Die Zeit der Analyse		CO_2-Gehalt in 10 L. Luft in ccm	Bemerkungen (Witterungszustand)
15. Mai	von 10 U. morgens bis 2 U. 40 M. nachm.	14,5	wolkig
18. „	„ 11 U. 30 M. mittags bis 3 U. 30 M. nachm.	15,0	wolkig
23. „	„ 11 „ 15 „ „ „ 3 „ 40 „ „	15,2	klar
28. „	„ 3 „ nachm „ 6 „ 15 „ „	19,3	klar
31. „	„ 2 „ „ „ 5 „ 40 „ „	16,6	klar
5. Juni	„ 9 „ 30 M. nachm. „ 1 „ 45 „ „	13,8	klar
9. „	„ 1 „ 30 „ „ „ 5 „ — „ „	19,9	wolkig
14. „	„ 11 „ 30 „ morg. „ 3 „ 45 „ „	26,9	trüb
19. „	„ 11 „ 30 „ „ „ 2 „ 40 „ „	19,4	wolkig
24. „	„ 10 „ 40 „ „ „ 2 „ 35 „ „	13,0	klar
28. „	„ 12 „ 30 „ nachm. „ 4 „ — „ „	24,6	trüb

Das Schwanken des CO_2-Gehaltes kann einigermaßen durch den Witterungszustand und die davon abhängige Assimilation erklärt werden.

Indem ich jetzt zur Beschreibung meiner Ergebnisse übergehe, will ich den Entwicklungsgang jeder Pflanzenart einzeln darlegen.

Mimulus mochatus entwickelte sich im Versuchshäuschen merklich besser, als im Kontrollhäuschen. Die Exemplare waren dichter belaubt und staudiger; die Färbung und Größe der Blätter war beinahe dieselbe wie bei den Kontrollpflanzen. Das Blühen begann früher im Versuchshäuschen, wo sich die erste Blüte am 28. Mai entfaltete, als im Kontrollhäuschen, wo das Erblühen erst am 1. Juni stattfand. Die Blüten waren im Versuchshäuschen größer und greller gefärbt als im Kontrollhäuschen. Die Zahl der Blüten an den Versuchspflanzen war $1^1/_2$—2 mal größer als an den Kontrollpflanzen. Dieses bezieht sich auf die Zeit des Abschließens des Versuches, am Anfang war der Unterschied noch beträchtlicher. Am 24. Juni wurden die Versuche abgeschlossen, die Pflanzen getrocknet und gewogen.

Das Durchschnittsgewicht einer Pflanze betrug

	trocken	% des Trockengewichts
im Versuchshäuschen	0,61 gr	169
im Kontrollhäuschen	0,36 gr	100

Impatiens balsamina. Hier war der Unterschied am meisten bemerkbar. Schon vom 28. Mai an waren die Versuchspflanzen merklich kräftiger entwickelt als die Kontrollpflanzen, zeigten üppigere Bildung der Sprößlinge und waren staudiger. Später (d. 10. Juni), 33 Tage nach Beginn der Versuche, war der Unterschied noch deutlicher; das Wachstum vollzog sich schneller, die

Zahl der Nebensprosse war größer. Am 12. Juni wurden die Pflanzen in größere Töpfe umgepflanzt. Am Ende des Versuches waren die Versuchspflanzen den Kontrollpflanzen stark überlegen, ihre Durchschnittshöhe betrug 53 cm, während jene der Kontrollpflanzen — 33 cm war. Die Sproßachsen der ersteren waren dicker und reicher an Blättern und Sprößlingen. Das Blühen begann bei ihnen am 19. Juni (bei den Kontrollpflanzen am 25. Juni), die Blüten waren größer, intensiver gefärbt und zahlreicher. Betreffs der Balsaminen ist noch zu bemerken, daß sie beim Beginn der Versuche von Blattläusen befallen waren. Trotz sorgfältigem Abwaschen der Blättchen gingen einige Kortrollpflanzen zu Grunde, während im Versuchshäuschen ein sehr schwer beschädigtes Exemplar dennoch wieder zu Kräften kam und seine normale Entwicklung, obgleich mit beträchtlicher Verspätung, fortsetzte. Es verlor den Gipfelsproß, trieb aber üppige Seitensprosse und blühte gegen Ende des Versuches, am 4. Juli, auf. Die übrigen Exemplare des Versuchshäuschens erholten sich viel früher. Somit hatten es die Pflanzen bei erhöhtem Kohlensäuregehalt leichter, dem Ungeziefer Widerstand zu leisten. Diese Tatsache wäre wohl zu beachten, da auch Fischer in seinen Versuchen ähnliches beobachtete.

Am 5. Juli wurden die Versuche abgeschlossen, die Pflanzen getrocknet und gewogen. Das Durchschnittsgewicht einer Pflanze betrug

	trocken	% des Trockengewichts
im Versuchshäuschen	5,6 gr	430
im Kontrollhäuschen	1,3 gr	100

Tropaeolum majus. In dem Versuchshäuschen entwickelten sich die Pflanzen besser. Am Anfang des Versuchs war der Unterschied deutlicher, später hatte er sich einigermaßen ausgeglichen, um in der zweiten Hälfte der Versuchszeit wieder merkbar hervorzutreten. Die Versuchspflanzen hatten dickere Sprosse, konnten sich ohne Stütze aufrecht halten, waren stark verästelt; die Blätter besaßen breitere Spreiten und längere Stiele, waren reicher an Zahl und dunkler an Färbung. Die Kontrollpflanzen hatten dünnere Sprosse und konnten sich ohne Stütze nicht aufrecht halten; ebenso in bezug auf die übrigen angedeuteten Merkmale standen sie den Versuchspflanzen nach.

Am 4. Juli wurden die Versuche beendigt, die Pflanzen gewogen und getrocknet. Das Durchschnittsgewicht einer Pflanze betrug

	frisch	trocken	% des Trockengewichts
im Versuchshäuschen	52,3 gr	4,97 gr	127
im Kontrollhäuschen	35,3 gr	3,9 gr	100

Tropaeolum nanum (King of Tom-Tum). Die Entwicklung vollzog sich genau wie bei den obengenannten Pflanzen, nur war der Unterschied in der ersten Hälfte des Versuchs weniger bemerkbar, gegen Ende aber stark ausgeprägt. Das Durchschnittsgewicht einer Pflanze betrug

	frisch	trocken	% des Trockengewichts
im Versuchshäuschen	29 gr	2,57 gr	182
im Kontrollhäuschen	15,3 gr	1,41 gr	100

Fuchsia hybrida. Im Versuchshäuschen hatten die Pflanzen ein besseres Aussehen; manche Exemplare hatten sehr glänzende Blätter, was bei den Kontrollpflanzen nicht der Fall war. Die ersteren hatten viel mehr Knospen, jedoch gelangten weder diese, noch jene der Kontrollpflanzen zum Blühen, denn die Knospen fielen ab.

Am 6. Juli wurden die Versuche abgebrochen. Durchschnittsgewicht einer Pflanze

	frisch	trocken	% des Trockengewichts
im Versuchshäuschen	10,3 gr	2,1 gr	187
im Kontrollhäuschen	5,0 gr	1,12 gr	100

Begonia Semperflorens. Bis zum 28. Mai (20. Tag vom Beginn des Versuchs) entwickelten sich die Pflanzen im Kontrollhäuschen besser; zum Schlusse des Versuchs waren die Versuchspflanzen dennoch stärker entwickelt: die Blüten waren größer und greller gefärbt, die Blätter dunkler und die Pflanzen dichter belaubt. Sie blühten nur 1 oder 2 Tage früher auf als die Kontrollpflanzen.

Durchschnittsgewicht einer Pflanze

	trocken	% des Trockengewichts
im Versuchshäuschen	0,96 gr	184,6
im Kontrollhäuschen	0,52 gr	100

Petunia multiflora hybrida. Anfangs war die Entwicklung der Pflanzen besser im Kontrollhäuschen; allein vom 12. Juni an bekamen die Pflanzen im Versuchshäuschen ein besseres Aussehen. Alle Pflanzen bildeten mehrere Knospen, aber das Blühen (14. Juni) trat bei den Versuchspflanzen 5 Tage früher ein als bei den Kontrollpflanzen (am 19. Juni). Dabei waren die Blüten der Versuchspflanzen größer und greller gefärbt.

Durchschnittsgewicht einer Pflanze

	frisch	trocken	% des Trockengewichts
im Versuchshäuschen	45 gr	4,3 gr	138,6
im Kontrollhäuschen	35 gr	3,1 gr	100

Lobelia erinus. Im Versuchshäuschen waren die Pflanzen staudiger und blühten üppiger als die Kontrollpflanzen. Das Blühen begann hier am 20. Juni, bei den Kontrollpflanzen erst am 23. Juni.

Durchschnittsgewicht einer Pflanze

	trocken	% des Trockengewichts
im Versuchshäuschen	1,6 gr	200
im Kontrollhäuschen	0,8 gr	100

Matthiola annua. Die Versuche begannen später als die vorigen, — am 20. Mai. Die schwächeren Pflanzen wurden absichtlich in das Versuchshäuschen gesetzt. Dennoch waren sie alle am Ende des Versuchs besser entwickelt als die Kontrollpflanzen; das Blühen trat jedoch hier im Gegensatz zu den vorigen Versuchen bei den Kontrollpflanzen früher ein.

Das Durchschnittsgewicht einer Pflanze betrug

	trocken	% des Trockengewichts
im Versuchshäuschen	4,55 gr	133
im Kontrollhäuschen	3,42 gr	100

Reseda odorata. Die Versuche wurden ebenfalls erst am 20. Mai begonnen. Das Blühen trat im Versuchshäuschen 9 Tage früher ein. Die Pflanzen wurden nicht gewogen.

Aus den angeführten Versuchen ist zu ersehen, daß der erhöhte Kohlensäuregehalt der Luft, welcher bei diesen Versuchen vorhanden war, keinesfalls nachteilig auf die Pflanzen einwirkte, sondern im Gegenteil einen deutlich günstigen Einfluß auf ihre Entwicklung ausübte.

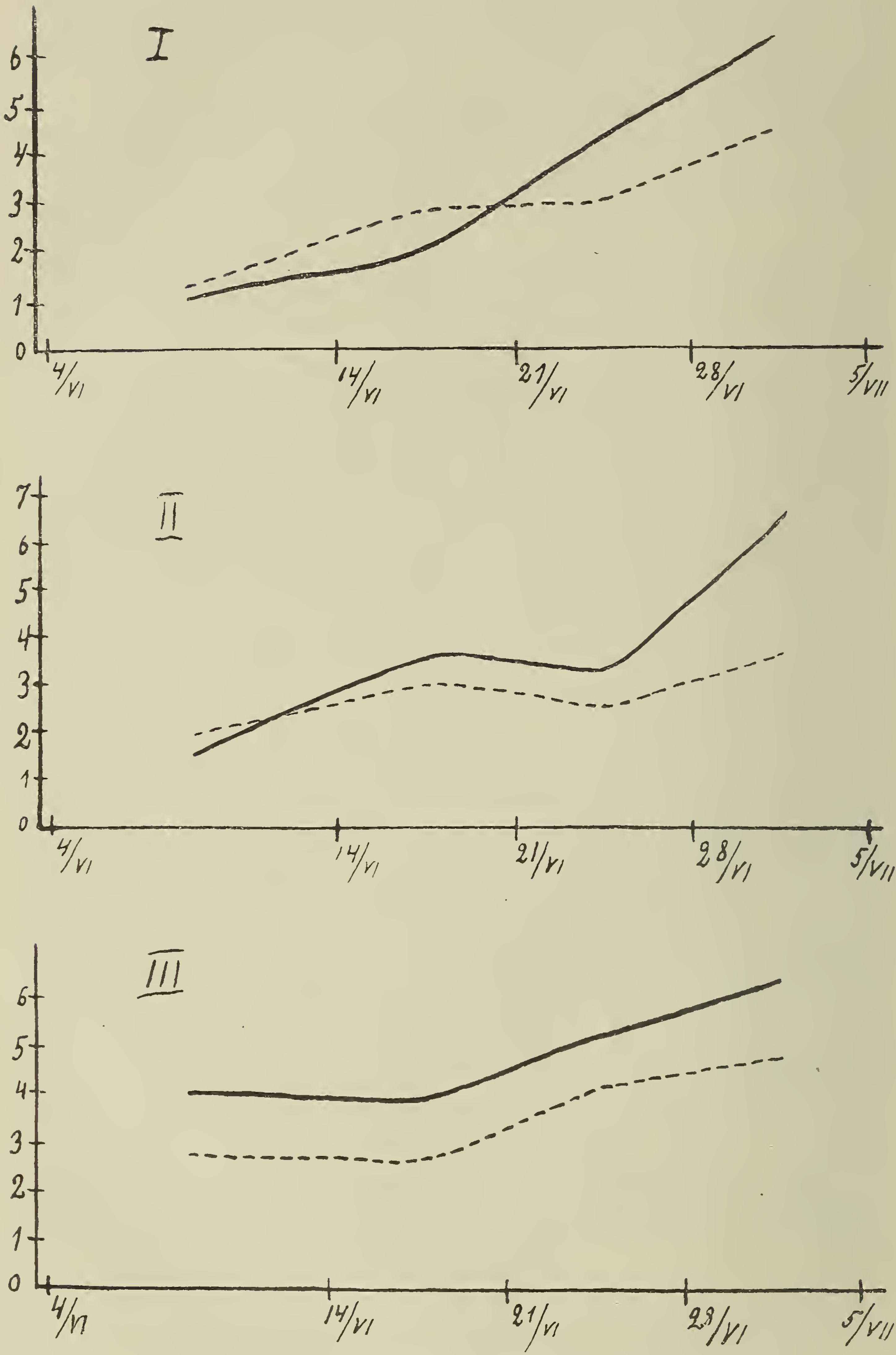
Für die Bestimmungen der Transpiration der Pflanzen im Versuchs- und Kontrollhäuschen wurden möglichst gleiche Exemplare gewählt. Die Pflanzen wurden in bestimmten Zeiträumen gewogen. Um den Boden vor Verdunstung zu schützen, wurde derselbe anfangs einfach mit Watte bedeckt; später wurden jedoch die Blumentöpfe in Zinkgefäße eingeschlossen, wie es gewöhnlich bei den Transpirationsversuchen gemacht wird. Da es aus Mangel an Raum unmöglich war, in den Glashäuschen viele Zinkgefäße gleichzeitig einzusetzen, so gelang es mir nur an einer verhältnismäßig kleinen Zahl von Pflanzen, die Verdunstung während einer längeren Periode zu verfolgen; für die übrigen Pflanzen wurde sie nur während der letzten Tage vor dem Abbrechen der Versuche bestimmt.

Die absolute Menge des ausgeschiedenen Wassers war bei Pflanzen, welche im Versuchshäuschen mit erhöhtem CO_2-Gehalt kultiviert wurden, größer, wie es auch zu erwarten war. Die Berechnung auf 1 Gramm Trockensubstanz ergibt ein anderes Resultat: in der Luft mit erhöhtem CO_2-Gehalt verdunsteten die Pflanzen weniger Wasser. Die beigefügten Kurven zeigen uns den Gang der Transpiration im Laufe eines Monats an. Als Ordinat ist das in 24 Stunden abgegebene Wasser in Gramm angegeben, Abszissen bedeuten die Zeit. Die Kurven zeigen die durchschnittliche Transpiration mehrerer Pflanzen.

Die übrigen Pflanzen, bei denen die Bestimmung der Transpiration nur in den letzten Tagen ausgeführt wurde, gaben folgende Zahlen:

	im Versuchshäuschen	im Kontrollhäuschen
Petunia multiflora	6,46 gr	9,8 gr
Matthiola annua	4,74 gr	6,7 gr
Fuchsia hybrida	3,2 gr	7,02 gr

Die Transpiration ist überall für 1 g Trockensubstanz und 24 Stunden angegeben.



- - - - - - - Transpiration der Versuchspflanzen.

——— Transpiration der Kontrollpflanzen.

I. *Impatiens balsamina*; II. *Tropaeolum majos*: III. *Tropaeolum nanum*.

Aus diesen Versuchen folgt, daß der erhöhte CO_2-Gehalt der Luft die Transpiration der Pflanzen vermindert.

Die zweite Versuchsreihe wurde vom 14. Juli bis zum 4. September ausgeführt. Die Pflanzen wuchsen direkt in der Erde und waren mit denselben Glashäuschen ohne Boden bedeckt; die Versuche wurden im Garten am offenen sonnigen Orte aufgestellt. Um ein übermäßiges Erhitzen zu vermeiden, wurden die Glasscheiben öfters mit Wasser begossen und mit Marly beschattet. Zum Vergleich wurden außerdem dieselben Pflanzenarten noch in gewöhnlichen unbedeckten Beeten aus derselben durchgesiebten Gartenerde kultiviert.

Von 4 Uhr 30 Min. morgens an wurde CO_2 (aus der Bombe gewonnen) dem Versuchshäuschen zugeführt. Nachts standen beide Häuschen offen. Die Luft wurde ebenso wie der ersten Versuchsreihe untersucht. In dem Kontrollhäuschen wurden zu verschiedenen Tageszeiten, zwischen 10 Uhr morgens und 6 Uhr abends, mehrmals CO_2-Bestimmungen ausgeführt. Der CO_2-Gehalt schwankte von 3,1 ccm bis 3,8 ccm in 10 Lit. Luft. Die Zeiten und die Ergebnisse der Analysen für das Versuchshäuschen sind im folgenden ausgeführt:

Die Zeit der Analyse		CO_2-Gehalt in 10 Liter Luft in ccm	Bemerkungen (Witterungszustand)
25. Juli	von 11 U. 35 M. morg. bis 3 U. 15 M. nachm.	34,2	trüb
28. „	„ 12 „ 20 „ nachm. „ 4 „ 15 „ „	26,5	„
1. Aug.	„ 10 „ 30 „ morg. „ 3 „ 15 „ „	18,3	„
5. „	„ 9 „ 20 „ „ „ 12 „ 50 „ „	9,0	sehr windig
9. „	„ 10 „ 45 „ „ „ 2 „ 45 „ „	26,6	trüb
13. „	„ 12 „ „ „ 4 „ 20 „ „	14,3	klar
15. „	„ 11 „ „ „ 3 „ 30 „ „	14,5	klar
17. „	„ 1 „ 30 „ nachm. „ 5 „ 45 „ „	12,25	klar, windig
20. „	„ 2 „ „ „ 6 „ 10 „ „	18,6	trüb
25. „	„ 10 „ 50 „ morg. „ 3 „ 5 „ „	13,3	klar

Die Schwankungen im Kohlensäuregehalt der Luft waren in dieser Serie noch deutlicher von der Witterung abhängig, denn bei der Assimilation wirkte noch der Wind mit, der die CO_2 aus dem Treibhause herausblies.

Zur Durchlüftung des Kontrollhäuschens konnte ich nur kurze Zeit die Türe der Glashäuschen offen stehen lassen.

Als Versuchspflanzen dienten:

Raphanus sativus minor, 16 Exempl.
Sinapis alba, 22 Exempl.
Impatiens balsamina, 14 Exempl.
Phacelia tanacetifolia, 14 Exempl.
Astra Victoria, 4 Exempl.

Die Samen wurden ungefähr 14 Tage vor den Versuchen in Schalen ausgesät; am 18. Juli wurden die Pflanzen in freien Grund ausgepflanzt und mit den Glashäuschen bedeckt.

Raphanus sativus minor. Anfangs entwickelten sich die Pflanzen im Häuschen mit erhöhtem CO_2-Gehalt schneller und bekamen schönere Blätter; nach einiger Zeit trat jedoch auch bei den Blättern im Kontrollhäuschen eine Verbesserung ein. Eine merkliche Verdickung der Knollen begann am 27. Juli.

Durchschnittsgewicht einer Pflanze

	frisch	trocken	% des Trockengewichts
im Versuchshäuschen	22,6 gr	1,26 gr	116,3
im Kontrollhäuschen	19,6 gr	1,09 gr	100
auf unbedecktem Beete	11,3 gr	0,9 gr	82,6

Sinapis alba. Im Versuchshäuschen entwickelten sich die Pflanzen merklich besser, besaßen dickere und höhere Sprosse und stärker gefärbte Blätter. Vom 4. August an verminderte sich der Unterschied, blieb aber dennoch deutlich in Betreff auf die Höhe der Pflanzen; die Versuchspflanzen waren staudiger und stärker verästelt; die Zahl der Knospen war ebenfalls größer als bei den Kontrollpflanzen. Am 18. August wurde der Unterschied wieder größer. Die Versuchspflanzen verästelten sich noch mehr; jedes Exemplar trug 5—10 Blütenstände, während die Kontrollpflanzen nur 2—4 hatten. Weder hier noch dort trat Blühen ein, denn die Knospen vertrockneten und fielen ab. Wahrscheinlich war es die hohe Temperatur (35° R) in den Häuschen, die daran die Schuld trug. Die Pflanzen waren fast bis zum Dache der Häuschen herangewachsen, als die obersten Blättchen, die beinahe die Glasscheiben berührten, zu vergilben anfingen. Die Durchschnittshöhe der Pflanzen war im Versuchshäuschen 120,8 cm, im Kontrollhäuschen — 111 cm; die Durchschnittszahl der Knospen — bez. 11 und 5. Die Blätter der Versuchspflanzen unterschieden sich von denen der Kontrollpflanzen dadurch, daß sie eine leichte Konkavität zeigten, was mit den Beobachtungen von Brown im Einklang steht.

Diejenigen Pflanzen, welche auf dem unbedeckten Beete wuchsen, blieben lange Zeit stark zurück; in den letzten Tagen zeigten sie jedoch eine verstärkte Entwicklung. Das Blühen war normal.

Das Durchschnittsgewicht einer Pflanze betrug

	frisch	trocken	% des Trockengewichts
im Versuchshäuschen	89,9 gr	11,87 gr	136
im Kontrollhäuschen	76,1 gr	8,7 gr	100
auf unbedecktem Beete	86,3 gr	9,61 gr	110

Impatiens balsamina. In den ersten 14 Tagen war kein Unterschied bemerkbar, dann aber fingen die Pflanzen im Versuchshäuschen an sich kräftiger zu entwickeln; sie bekamen dickere Sproßachsen und dichteres Laub als die Kontrollpflanzen. Am 30. August wurden die Pflanzen abgeschnitten.

Das Durchschnittsgewicht einer Pflanze betrug

	frisch	trocken	% des Trockengewichts
im Versuchshäuschen	89,1 gr	6,2 gr	152,7
im Kontrollhäuschen	72,5 gr	4,06 gr	100
auf unbedecktem Beete	25,4 gr	2,4 gr	59,1

Phacelia tenacetifolia. Es wurden in diesem Versuche absichtlich die schwächeren Exemplare ins Versuchshäuschen gesetzt. Am 4. August war kein Unterschied mehr zu bemerken, am 14. waren die vorher schwächeren Pflanzen schon besser entwickelt als die Kontrollpflanzen; ihre Sproßachse war dicker geworden und zwei Exemplare hatten Knospen gebildet. Die erste Blüte erschien bei den Versuchspflanzen am 27. August, bei den Kontrollpflanzen — am 1. September. In dem Versuchshäuschen blühten fast alle Exemplare; die Blüten waren größer und dichter gefärbt (dunkelviolett), die Blütenstände viel größer und zahlreicher. Auf dem unbedekten Beete entwickelten sich die Pflanzen anfangs langsamer, später wurde die Entwicklung beschleunigt. Am 3. Sept. wurden die Pflanzen abgeschnitten.

Durchschnittsgewicht einer Pflanze

	trocken	% des Trockengewichts
im Versuchshäuschen	6,44 gr	121
im Kontrollhäuschen	5,3 gr	100
auf unbedecktem Beete	7,0 gr	124

Astra Victoria. Der Versuch wurde mit schon weiter entwickelten Exemplaren angestellt. Eine starke Einwirkung des erhöhten CO_2-Gehalts der Luft konnte kaum zu erwarten sein, dennoch fingen die Versuchspflanzen früher zu blühen an (am 27. August) als die Kontrollpflanzen (am 30. August). Die ersteren waren reicher an entfalteten Blüten, als auch an Knospen.

In der zweiten Versuchsreihe wirkte der erhöhte CO_2-Gehalt der Luft ebenfalls, wenn auch schwächer, günstig auf die Entwickelung der Pflanzen ein. Die schwächere Wirkung wäre durch die Verschiedenheit in den Versuchsbedingungen zu erklären, da die Gesamtentwicklung der Versuchs- wie auch der Kontrollpflanzen hier eine bessere als in der ersten war. Die Erklärung der Tatsache, daß das Trockengewicht der auf unbedeckten Beeten aufgewachsenen Exemplare von *Phacelia* größer war, als das der Pflanzen beider Glashäuschen, bei *Sinapis* höher als bei den Kontrollpflanzen, ist in den ungünstigen Temperaturbedingungen zu suchen. In dem oberen Teil der Glashäuschen, unter der gläsernen Decke, stieg die Temperatur beträchtlich, wodurch die obersten Blättchen der Pflanzen stark leiden mußten. Die Balsaminen und Radieschen befanden sich wegen ihres niedrigen Wuchses in dieser Hinsicht in viel günstigeren Bedingungen, und bei ihnen war die Entwicklung in den Glashäusern besser als in freier Luft. Die Unterschiede in der Höhe und in dem Gesamtaussehen der Pflanzen konnten auch durch die verschiedene Feuchtigkeit in den Glashäuschen und in freier Luft bedingt sein.

Das Obengesagte zwingt uns zu dem Schlusse, daß der erhöhte CO_2-Gehalt der Luft, anstatt die Entwicklung der Pflanzen zu hemmen, wie es Brown und Escombe fanden, dieselbe beträchtlich fördert.

Als allgemeine und am stärksten ausgeprägte Merkmale der bei erhöhtem CO_2-Gehalte der Luft aufgewachsenen Pflanzen können folgende genannt werden:

1) Dickere Sproßachsen und Zweige;
2) größere Staude, zahlreichere Nebensprosse, dichtere Belaubung;
3) dunklere Färbung der Blüten, zuweilen auch der Blätter;
4) größere Blüten;
5) früheres Blühen;
6) höheres Trockengewicht;
7) schwächere Transpiration.

Die Einwirkung eines erhöhten CO_2-Gehalts ist für verschiedene Entwicklungsstufen der Pflanze nicht immer gleich. So zeigen einige Pflanzenarten einen deutlichen Unterschied im Vergleich mit den Kontrollpflanzen schon im Anfang der Entwicklung, während andere es viel später tun. Ebenso ist die Entwicklungsstufe verschiedener Exemplare derselben Sorte während der ganzen Entwicklungsperiode nicht immer dieselbe; der am Anfang des Versuches entstandene Unterschied kann mit der Zeit vermindert werden, dann wieder deutlicher hervortreten usw.

Die angeführten Resultate stimmen mehr oder weniger mit denen von H. Fischer überein. Im Gegensatz zu der Ansicht von Brown und Escombe bin ich der Meinung, daß die Blütenpflanzen in der langen Evolutionsperiode die Fähigkeit zu einer normalen Entwicklung in einer Atmosphäre mit ungewöhnlich hohem CO_2-Gehalt noch nicht verloren haben.

Schließlich erfülle ich eine angenehme Pflicht, indem ich hier Herrn Prof. Th. N. Krascheninnikow meinen besten Dank für die Anregung zu dieser Arbeit und für seine liebenswürdigen und nützlichen Anweisungen und Ratschläge ausdrücke.

Moskau, 30. Dez. 1913.

Pflanzenphysiol. Kab. d. K. Universität.

Erklärungen zu den Abbildungen.

1) *Impatiens balsamina.* Photographiert am Ende des Versuches. No. 16, 18, 22 Kontroll-, No. 17, 13, 21 Versuchspflanzen.

2) Dieselben Exemplare nach 20 Tagen vom Anfang des Versuchs.

3) Die ersten zwei *Petunia multiflora*, die vier übrigen *Begonia semperflorens.* N-Kontroll-, CO_2-Versuchspflanzen. Photographiert am Ende des Versuches.

4) *Tropaeolum nanum* (*King of Tom-Tum*). No. 8, 10, 12 Kontroll-, No. 7. 9, 11 Versuchspflanzen. Photographiert am Ende des Versuches.

5. *Fuchsia hybrida.* No. 28, 76 Kontroll-, No. 27, 75 Versuchspflanzen.

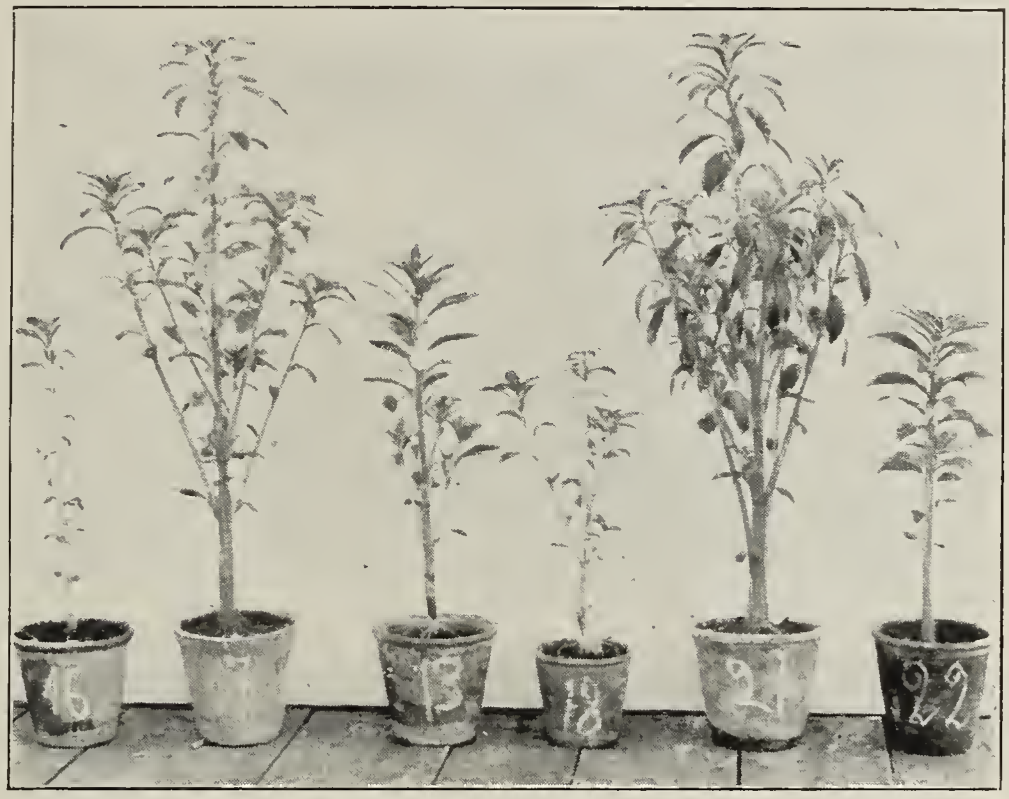


Fig. 1.

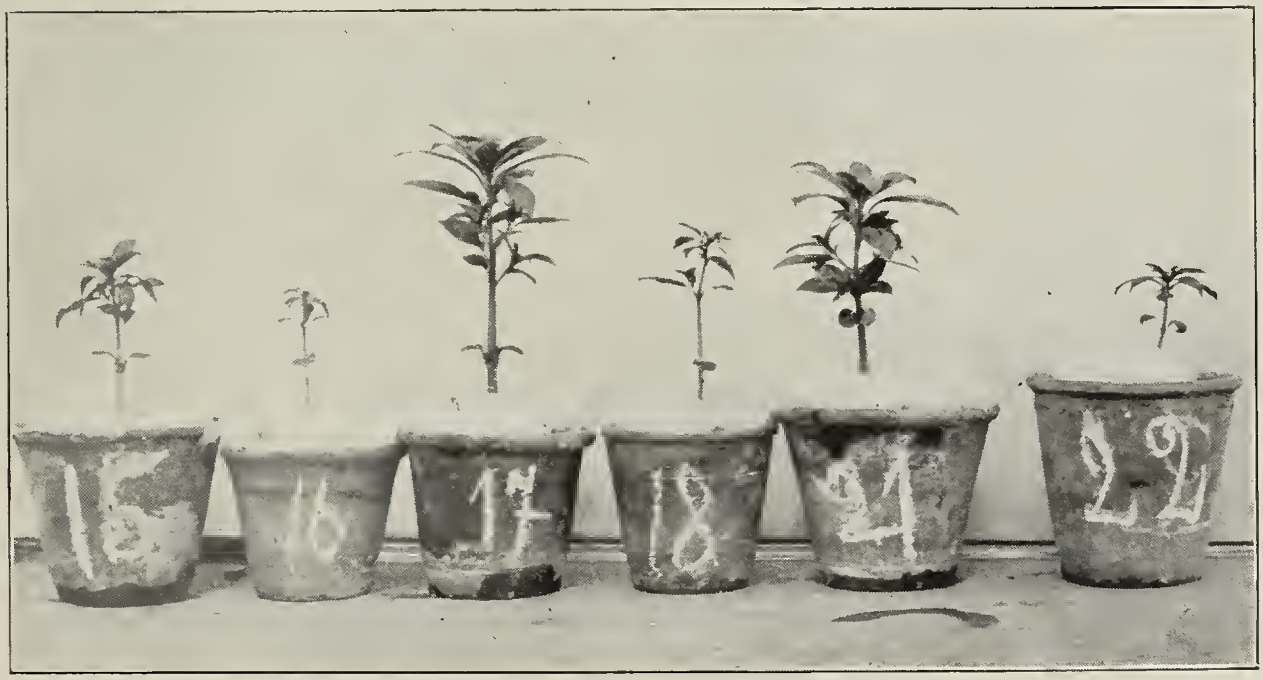

15
16
17
18
22

Fig. 2.

N. Kisselew. Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.

BRITISH MUSEUM
B D
NATURAL HISTORY

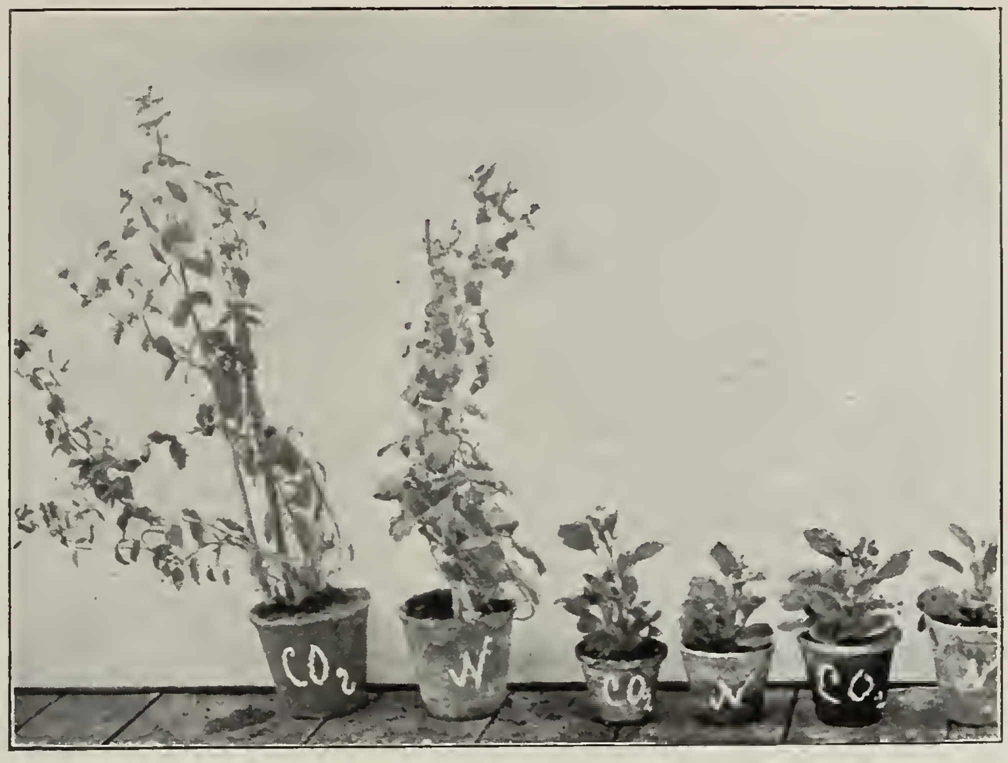

CO2
W
CO2
W
CO2
W

Fig. 3.

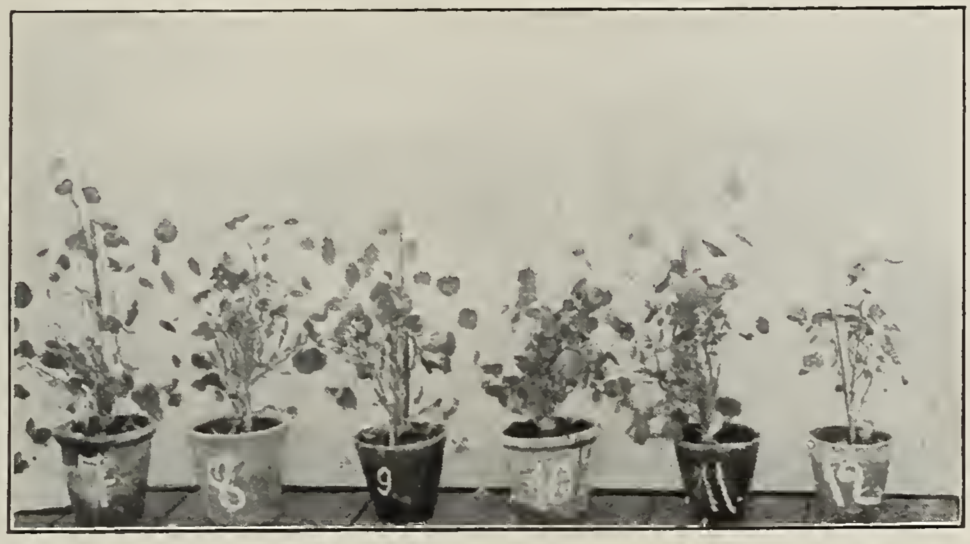


Fig. 4.

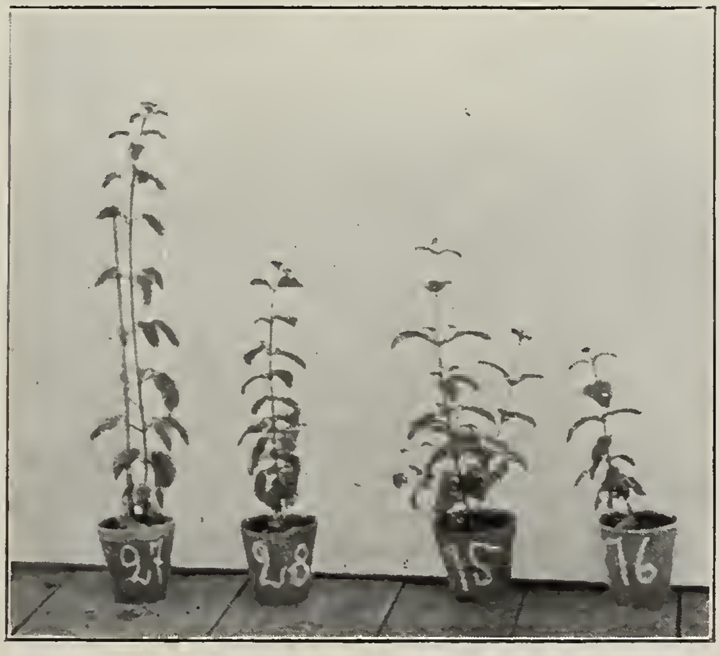


Fig. 5.

N. Kisselew. *Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.*

BRITISH MUSEUM
B D
NATURAL HISTORY

Neue Beiträge zur Deutung des Ruscus-Phyllokladiums.

Von

Dr. Gustav Daněk, Prag.

Mit 3 Abbildungen im Text.

Als wir vor einem Jahre unsere Abhandlung über den morphologischen Wert der merkwürdigen vegetativen Organe der Gattungen *Ruscus, Danaë* und *Semele*[1]) veröffentlicht haben, gaben wir uns der Erwartung hin, daß dieser Gegenstand durch unsere Ausführungen bereits allseitig und so gründlich erschöpft sei, daß es nicht notwendig sein werde, denselben noch weiteren Erörterungen zu unterziehen.

Sind ja doch die in unserer erwähnten Arbeit zusammengetragenen Gründe in Verbindung mit jenen, welche von Velenovský in dessen „Vergleichender Morphologie der Pflanzen" sowie in zwei anderen hierher gehörigen Abhandlungen[2]) angeführt worden sind, so gewichtig, daß eine andere Auslegung der morphologischen Bedeutung der Phyllokladien der obenerwähnten drei Pflanzengattungen als eben die von Velenovský gegebene ganz und gar ausgeschlossen erscheint.

Wir haben in unserer Arbeit nicht nur viele neue, auf die Wagschale fallende morphologische Fakta angeführt, sondern auch den anatomischen Zusammenhang dieser Phyllokladien berücksichtigt, damit eben unsere Abhandlung alle Seiten des Gegenstandes möglichst eingehend und vollständig erschöpfe.

Wenn wir jedoch die anatomischen Verhältnisse dieser Gebilde in Betracht zogen, so taten wir dies nicht etwa deshalb, weil wir in dieser Methode den Haupt- und verläßlichsten Weg erblicken würden, auf welchem man zu einer ersprießlichen Lösung der einschlägigen Streitpunkte gelangen könnte.

---

[1]) Daněk, G., Morphologische und anatomische Studien über die Ruscus-, Danaë- und Semele-Phyllokladien. (Beih. z. bot. Zentralbl.)

[2]) Velenovský, O phyllokladiích rodu *Danaë*. — Ders., Zur Deutung der Phyllokladien der Asparageen.

An mehreren Stellen unserer Arbeit kann der Leser finden, daß wir unsere Theorie nicht auf Grund der anatomischen Fakten aufbauten und mit denselben verteidigten, sondern daß wir bloß die Absicht hatten, zu ergründen, in welchem Maße die anatomische Zusammensetzung unserer morphologischen Auslegung in den hauptsächlichsten Umrissen entspricht. Allerdings konnten wir auch da nur bis zu einer gewissen Grenze gehen, da es nicht möglich ist, bloß auf Grund von anatomischen Tatsachen auch nur annähernd die Definition irgend eines Pflanzenorganes zu geben.

Deshalb haben wir uns in unserer Arbeit darauf beschränkt, in Berücksichtigung zu ziehen, ob die Zusammensetzung unserer Phyllokladien in den hauptsächlichsten Merkmalen den gewöhnlichsten anatomischen Achsen- oder Blättertypen entspricht.

Die einesteils auf der Grundlage eigener Studien, und wo dies nicht möglich war, auf Grund von Literaturangaben gewonnenen Resultate wurden in unserer Arbeit übersichtlich zusammengestellt, weshalb wir es unterlassen, dieselben hier zu wiederholen.

Trotzdem nun durch unsere Arbeit der morphologische Wert der Phyllokladien an der Hand so zahlreicher und überzeugender Gründe ausgelegt worden ist und trotzdem dadurch das behandelte Thema, was dessen morphologische Seite anbelangt, vollständig erschöpft wurde, hat sich dennoch Hr. Dr. Fritz Zweigelt in Klosterneuburg veranlaßt gesehen, demselben Thema eine neue, umfangreiche, in der August-, September- und Oktobernummer der „Österr. botan. Zeitung“, Jahrg. 1913, veröffentlichte Arbeit zu widmen.[1]

Dem Titel dieser seiner Abhandlung hat Verf. die Bemerkung angefügt, daß dieselbe „kritische Bemerkungen“ zu unserer Arbeit enthalten soll.

Da jedoch der Artikel des Hrn Dr. Zweigelt auf einem von dem unserigen gänzlich abweichenden Standpunkte steht und da er um jeden Preis den Eindruck hervorzurufen sich bestrebt, als ob durch ihn die Frage der Phyllokladien bei den Asparageen definitiv der Lösung zugeführt worden und die Auslegung Velenovskýs, der wir uns angeschlossen haben, gänzlich abgetan sei, so sehen wir uns veranlaßt, uns mit diesem Artikel näher zu befassen.

Es ist auf den ersten Blick klar, daß die Arbeit des Hrn. Dr. Zweigelt darauf ausgerechnet ist, einen Eindruck auf solche Leser zu machen, welche über den Gegenstand der vorliegenden Frage weniger informiert sind. Darüber läßt der ganze Ton, auf den die Arbeit des Hrn. Dr. Zweigelt gestimmt ist, keinen Zweifel. Bei ernsten Morphologen, welche die Morphologie als die grundlegende Wissenschaft ansehen, von der ein jeder Botaniker eigentlich ausgehen muß, wird die Arbeit des Hrn. Dr. Zweigelt sich gewiß kein Zutrauen erwerben, da sie auf einer so schwankenden, ja teilweise ganz verfehlten Grundlage aufgebaut ist. Wir würden uns daher auch mit diesem Gegenstande nicht weiter abgegeben haben, da dem, der sich überzeugen zu lassen den guten Willen hat, die in Velenovskýs und meinen Arbeiten angeführten Argumente vollkommen hinreichen müssen, um zu der einzig möglichen und richtigen Auslegung zu gelangen.

---

[1] Zweigelt, Fritz, Was sind die Phyllokladien der Asperageen?

Herr Dr. Zweigelt greift aber nicht nur speziell unsere und Velenovskýs Arbeiten an, sondern er hat auch den Mut gefunden, sich in den Kampf der grundlegenden vergleichenden und teratologischen Methode der Morphologie einzulassen, obzwar sehr klar zu sehen ist, daß er sich in dieser Methode nicht genügend auskennt.

Und eben deshalb haben wir uns entschlossen, an die Veröffentlichung dieser neuen Arbeit zu gehen, welche nicht bloß eine Replik auf die „kritischen Bemerkungen“ des Hrn. Dr. Zweigelt, sondern auch eine abermalige Rekapitulation der wichtigen Streitfrage, bis zu welchem Maße es möglich ist, bei der Beurteilung morphologischer Werte auch auf anatomische Fakta Rücksicht zu nehmen, sein soll.

Außerdem haben sich uns seit der Zeit der Publizierung unserer Arbeit noch einige bisher nicht veröffentlichte morphologische und anatomische Belege angesammelt, so daß die vorliegenden Zeilen einen weiteren, neuen Beitrag zu unserer Auslegung der merkwürdigen Phyllokladien der Gattungen *Ruscus, Danaë* und *Semele* bilden.

Der Vorgang bei diesem unseren neuen Beitrage wird folgender sein:

Vorerst wollen wir umständlicher über die Bedeutung der Anatomie in der Morphologie sprechen, wobei wir die unrichtigen Behauptungen Zweigelts in Betracht nehmen werden; hierauf werden wir unsere Aufmerksamkeit der speziellen Analyse des hauptsächlich gegen uns gerichteten Zweigeltschen Artikels zuwenden. Gelegentlich wollen wir dann unsere neuen, für die Richtigkeit der Auslegung Velenovskýs sehr interessanten Beobachtungen einflechten.

I. Das gegenseitige Verhältnis der Anatomie, Systematik und vergleichenden Morphologie.

Die Frage, welche Bedeutung für die wissenschaftliche Morphologie und Systematik die auf anatomischer Grundlage gewonnenen Fakta besitzen, ist sehr wichtig und mit Rücksicht auf die sonderbaren Anschauungen einiger Anatomen und Physiologen auch ganz aktuell.

Diese Frage war zwar schon vorlängst Gegenstand zahlreicher Erwägungen, und zwar gerade seitens der hervorragendsten Morphologen, von denen auch die richtige Antwort auf dieselbe gegeben worden ist (wir bringen diesfalls nur beispielsweise die morphologischen Arbeiten Čelakovskýs in Erinnerung) —; es scheint jedoch, als ob vielen in der Gegenwart tätigen Botanikern diese schon so lange her bewiesenen und durch glänzende Nachweise bestätigten Wahrheiten ganz in Vergessenheit geraten wären.

Anders könnte man sich's auch gar nicht erklären, wie es möglich wäre, daß Arbeiten erscheinen, wie es z. B. die des Hrn. Dr. Zweigelt ist, welche mit diesen längst erkannten und bewiesenen Wahrheiten in krassem Widerspruche stehen.

Deshalb scheint es uns am Orte und von Wichtigkeit zu sein, dieser Fragen wieder einmal mit dem gebührenden Nachdrucke zu gedenken.

Von den neueren Arbeiten ist es hauptsächlich das auf sachlichen Grundlagen basierte und allgemeiner Verbreitung sich erfreuende Werk Velenovskýs, in welchem die Frage der Bedeutung anatomischer Merkmale in der Morphologie nicht nur synthetisch bearbeitet, sondern auch an unzähligen Stellen bemerkungsweise auf dieselbe eingegangen worden ist.

Außerdem finden wir in vielen Publikationen systematischen Charakters häufig Andeutungen über diesen Gegenstand, welche allerdings für die Verteidiger der Theorie über die Wichtigkeit der Anatomie in der Morphologie und Systematik, zu denen auch Dr. Zweigelt gehört, ganz niederschmetternd sind.

Wir werden im weiteren Verlaufe der vorliegenden Abhandlung noch Gelegenheit haben, auf dergleichen Fälle hinzuweisen. Auch Hr. Dr. Zweigelt hat es gut herausgefühlt und es deutlich im Anfange seines Artikels auch herausgesagt, daß es sich in der Frage über die Bedeutung der Phyllokladien bei den Gattungen *Ruscus, Danaë* und *Semele* nicht lediglich um dieses einzige, spezielle Problem, sondern hauptsächlich darum handle, „ob der Morphologie oder der Anatomie das Recht der Entscheidung zukomme." Schon dieser Satz allein beweist, wie wenig Hr. Dr. Zweigelt in der vergleichenden Morphologie bewandert ist. Er hätte ja in jedem Lehrbuch der Morphologie eine Menge von Beispielen finden können, welche dafür sprechen, daß der Anatomie gar kein Recht zusteht, in morphologischen Dingen den Ausschlag zu geben. Dem gegenüber gesteht Zweigelt ganz offen, daß er in dieser Beziehung anatomische Merkmale für richtunggebend ansieht.

Es macht einen eigentümlichen Eindruck, wenn Zweigelt uns deshalb einen Vorwurf macht, weil wir unter anderem der Morphologie das ausschließliche Recht der Entscheidung in allen Fragen morphologischer und pflanzensystematischer Natur vindizierten und behauptet haben, daß die Anatomie erst zweitlinig, jedoch nie ausschlaggebend, herangezogen werden kann.

Hr. Dr. Zweigelt äußerst sich überhaupt über die Bedeutung der anatomischen Merkmale für den morphologischen Wert der Organe in einer so dezidierten Weise, als ob jemand schon irgendwo oder er selbst dieses Axiom bewiesen hätte.

Dementgegen können wir kühn behaupten, daß, wann immer ein ernster Forscher, ob er nun Morpholog oder Systematiker war, sich mit dieser Frage beschäftigt hat, die Lösung derselben stets in dem von uns vertretenen Sinne ausgefallen ist.

Dafür lassen sich in der botanischen Literatur unzählige Nachweise auffinden.

Den oben erwähnten, von Hrn. Zweigelt in meiner Arbeit beanstandeten Grundsatz habe ich weder allein noch auch zuerst in den Vordergrund gestellt. Übrigens werde ich noch einige Nachweise für die Richtigkeit meiner Behauptung in den nachfolgenden Zeilen anführen. Niemand — also auch Hr. Zweigelt — wird imstande sein, eine Definition zu geben, nach welcher es möglich wäre, auf Grund von anatomischen Merkmalen in jedem Falle das Blatt, die Achse, die Wurzel oder ein Trichom zu unterscheiden. Solange jedoch die Verfechter der Wichtigkeit der Anatomie uns eine solche Definition nicht gegeben haben werden, erscheint die Diskussion über dieses Thema wahrlich fast überflüssig.

Es gibt ja doch z. B. auch Blätter, welche bloß eine einzige parenchymatische Schicht nicht vergrünter Zellen haben (viele eine mechanische Funktion versehende Blätter), und ebenso gibt es Blätter, welche eine in jeder Beziehung mit der Achse übereinstimmende anatomische Struktur zeigen.

Ja, wir müssen zugestehen, daß sogar eine morphologische Definition des Blattes an und für sich unmöglich ist, weil das Blatt je nach seiner Stellung und Funktion alle möglichen Formen annehmen kann. Hier kann lediglich eine theoretische Definition gegeben werden, wie dies Velenovský in seiner „Vergleichenden Morphologie“ (II. T. p. 406) getan hat. Aus dieser theoretischen Definition geht hervor, daß der Morpholog eine Entscheidung über die Blattbeschaffenheit eines Organs einzig und allein nur aus der Vergleichung der Lage und Ähnlichkeit dieses Organs zu den übrigen Teilen der Pflanze, an welcher es hervorgewachsen ist, und durch Vergleichung mit ähnlichen Fällen in der Verwandschaft — also nur durch die vergleichende Methode fällen kann. Der peinlichste Umstand ist der, daß die Herren Anatomen und Physiologen, indem sie die Morphologie und ihre Arbeitsmethoden bekämpfen, sich niemals die Mühe nehmen, sich auch nur ein wenig über die Ziele und den Vorgang der wissenschaftlichen Morphologie zu orientieren. Es gibt keinen Morphologen, welcher der Erkenntnis der anatomischen Zusammensetzung der Organe ihre Bedeutung absprechen würde; die Morphologen geben zu, daß diese Erkenntnisse zum Verständnisse der Funktion des betreffenden Organs führen, sie stellen nur in Abrede, daß die anatomische Zusammensetzung in irgend einem Zusammenhang mit der phyllogenetischen Bedeutung des Organs sei.

Die Morphologie bemüht sich festzustellen, was das Organ früher war, was nur aus der von ihm eingenommenen Stellung und Lage oder daraus, in welchem Verhältnisse es sich zu den umgebenden Organen befinden, bewiesen werden kann, was an derselben Stelle auf der Keimpflanze oder auf nahe verwandten Pflanzen steht oder was sich verändert, wenn es der atavistischen Umwandlung unterliegt (morphologische Abnormitäten, keineswegs pathogene Neubildungen!).

Wenn z. B. an der Stelle, wo sich ein grünes Blatt befand, ein Dorn steht oder ein aus mehreren gleichen, parenchymatischen Zellen zusammengesetztes Schüppchen, so wird mir die anatomische

Zusammensetzung des Dorns oder des Schüppchens nicht beweisen, daß es sich da um ein umgewandeltes Blatt handelt. Dieser Beweis wird nur auf morphologischem Wege erbracht werden können. In einem solchen Falle werden uns die von Hrn. Zweigelt mit so großem Applomb ins Treffen geführten „Serienschnitte“ gar nichts helfen, wohl aber die „serienweise“ Vergleichung der Organe, welche an derselben Stelle bei anderen Individuen stehen. Es handelt sich hier also, was einem jeden, der sich wissenschaftlich mit Morphologie befassen will, klar sein muß, um eine Metamorphose im Sinne Goethes.

Daß sich die Sache wirklich so verhält und daß unsere Behauptungen nicht etwa solche unbegründete Dogmen sind, wie die Behauptungen des Hrn. Zweigelt, geht unzweifelhaft aus dem Faktum hervor, daß mit Hülfe anatomischer Erkenntnisse nicht ein einziges Organ vom morphologischen Standpunkte aus definiert zu werden vermag. Wie wollte z. B. der Anatom die Achse, das Hypokotyl, das Nebenblatt, die Ranke, das Phyllodium, Receptaculum, Gynophor, Sympodium, Monopodium u. s. w. definieren?

Und sobald er dennoch eine solche Definition geben würde, so werden wir ihm ganz gewiß eine Menge von Beispielen anführen, an denen seine Definition ad absurdum geführt werden wird. In dieser Beziehung mag sich Hr. Zweigelt keinem Zweifel hingeben. Es ist ja doch bekannt, daß reduzierte oder überflüssige Organe eine überaus einfache anatomische Struktur aufweisen, so daß in einem solchen Stadium ein Trichom von einem Blatt oder einer Achse gar nicht zu unterscheiden ist, wenn wir bloß die anatomischen Merkmale in Berücksichtigung ziehen würden. Und im gegenteiligen Falle kann wiederum ein Trichom eine so vollkommene Struktur wie die Achse haben, wenn es eine wichtige Funktion versieht und zu vollkommenerer Entwicklung gelangt. An Belegen gibt es auch in dieser Beziehung im Pflanzenreiche keinen Mangel.

Wenn Hr. Zweigelt meint, daß eine anatomische Untersuchung mit wissenschaftlicher Vertiefung identisch ist und daß eine solche anatomische Untersuchung in erster Linie und etwa gar nur einzig und allein über den morphologischen Wert eines Organs ausschlaggebend sei, so mutet uns dies so an, als ob jemand, welcher die Aufgabe hätte, die Form, Lage und Dimensionen einer Mauer zu bestimmen, sich statt der Abmessung der Längen, Breiten und Winkel auf die mikroskopische Untersuchung des Mörtels und der Ziegel, aus denen die Mauer konstruiert ist, verlegen würde. Aus allem, was wir bisher angeführt haben, geht also deutlich hervor, daß als Grundlage einer wirklich wissenschaftlichen, für die Phylogenie und die Botanik überhaupt wertvollen Morphologie ausschließlich nur die vergleichende Methode dienen kann.

Wenn wir dieser Methode in der Morphologie das Vorrecht abstreiten wollten, wie es die heutigen Anatomen und Physiologen gern sehen würden, dann würde die Morphologie, dieses Vermächtnis der größten Denker, eine unmögliche Wissenschaft werden.

Die Morphologen bestreiten der Anatomie keineswegs jedwede Bedeutung dadurch, daß sie die durch das anatomische Studium der Verhältnisse gewonnenen Resultate in die zweite Reihe stellen.

In Velenovskýs Werk finden wir an dem Orte, wo von der Bedeutung der Anatomie für die Morphologie Erwähnung geschieht (I. T. p. 11) ein absolut unparteiisches Urteil darüber, welchen Wert der Systematiker und Morpholog anatomischen Fakten beilegen soll. Wir zitieren diesfalls die betreffende Stelle, also: „Im Gegensatze hierzu müssen wir allerdings zugestehen, daß viele anatomische Eigenschaften ein vorzügliches Kriterium für die Beurteilung der Pflanzenverwandtschaft und demnach auch der Pflanzenorgane bilden.“ Weiter: „Wenn solche anatomische Kennzeichen für ganze Verwandtschaftskreise gelten, so folgt daraus doch nicht, daß, wenn sich ein bestimmtes anatomisches Merkmal offenbart, dasselbe überall für andere Gattungen und Familien allgemein ist. Wir können z. B. nicht sagen, daß alle Euphorbiaceen Milchgefäße haben (denn es gibt unter ihnen viele, die sie nicht besitzen) oder daß alle Koniferen Harz führen (denn *Taxus* weist es nicht auf). Es ist eine fast allgemeine Erscheinung, daß die anatomischen Merkmale für bestimmte Verwandtschaftskreise nicht allgemein sind, weil immer Ausnahmen vorkommen und diese Merkmale also unzuverlässig sich erweisen. Wenn wir also bei der Abschätzung der systematischen und morphologischen Beziehungen anatomische Merkmale benützen wollen, so müssen wir dieselben immer in die zweite Reihe stellen, d. h. so, daß sie niemals entscheidend sind.“

Ja, wahrlich, wir bestreiten der Anatomie durchaus nicht ihre Bedeutung, insofern, als sie sich mit der Vergleichung der einzelnen Gewebetypen und überhaupt mit der inneren Zusammensetzung der einzelnen Gewebetypen der Organe befaßt. Die Arbeit auf diesem Felde kann auch zu sehr wichtigen Ergebnissen führen, namentlich was z. B. die Erkenntnis der biologischen Funktionen des betreffenden Organs anbelangt. Dies bewegt sich aber in gewissen Grenzen und geht nur so weit, als die Anatomie, auch wenn sie vergleicht, faktisch nur eine vergleichende Anatomie bleibt. Sobald jedoch dieser Begriff mit jenem der vergleichenden Morphologie verquickt wird, hört jedes wahrhaft wissenschaftliche Ziel auf.

Das anatomische Studium der Pflanzenorgane kann also von Wichtigkeit sein, aber nur zu anderen Zwecken und Zielen als jenen, welche die vergleichende Morphologie hat: zur gründlicheren Erfassung des Zusammenhangs der biologischen Funktionen des betreffenden Organs, zur eingehenden Erforschung der biologischen Beziehungen eines bestimmten Organes zu den übrigen Teilen der Pflanze, ebenso zur Erforschung der Pflanze zu ihrer Umgebung und ihrer Adaptierung an die letztere u. s. w.

In Fragen phyllogenetischen Charakters (wie es dies bei fast allen morphologischen Fragen der Fall ist) kann die Anatomie als solche allein uns keinen verläßlichen Leitfaden bieten. Ja wir können kühn behaupten, daß in dieser Beziehung die Anatomie je weiter desto weniger verläßlich werden wird, denn wenn wir die anatomischen Arbeiten Revue passieren lassen, so muß uns Staunen erfassen, wenn wir sehen, welche unendliche Mannigfaltigkeit in der inneren Zusammensetzung der Pflanzenwelt herrscht. Und mit der wachsenden Erkenntnis dieser Verhältnisse werden wir gewiß immer weiter auf neue und abermals neue Mannigfaltigkeiten stoßen.

Schon öfter waren wir Zeugen dessen, daß irgendein anatomisches Merkmal, welches anfangs mit großer Ostentation als großartigste Errungenschaft und ungemein wichtiges Kriterium ausposaunt worden ist, später diesen Ruhmeskranz verloren hat, bis schließlich die als phänomenal angegebene Entdeckung auf das Niveau eines ganz bedeutungslosen Falls von der größeren Zahl derjenigen, mit denen die Natur ihre schöpferische Macht und Stärke manifestiert, herabgesunken ist.

Nur als Stichprobe und beispielsweise wollen wir da die Chalazogamie Treubs anführen, welche das ganze gegenwärtige Pflanzensystem gefährden sollte. Bekanntlich hätte nach der von Treub gemachten Entdeckung die Familie der Casuarineen als eine ganz neue Pflanzengruppe von den übrigen Angiospermen abgeteilt werden sollen. Und das alles nur auf ein unbedeutendes anatomisches Merkmal hin, weil nämlich der Pollensack in das Ovalum nicht durch die Mikropyle, sondern seitwärts durch die Chalaza eindringt. Lange aber hat der Ruhm dieser Entdeckung nicht gedauert, weil man bald darauf gekommen ist, daß diese Befruchtungsweise nicht als ein charakterisches Spezifikum der Casuarineen angesehen werden kann, indem diese Befruchtung auch anderwärts im Pflanzenreiche keine vereinzelte Erscheinung ist.

Velenovský hat daher vollkommen Recht, wenn er in seiner „Vergl. Morphologie“ (III. T. p. 1064) sagt: „In Wirklichkeit ist diese Erscheinung für die Systematik und Morphologie ganz bedeutungslos und wird dieselbe für die Zukunft nur ein besonderes anatomisches Detail bleiben.“[1]) Und es ist zweifellos, daß in der Zukunft die Chalazogamie noch bei vielen Pflanzen gefunden werden wird, was durch die über dieses Thema immer neuerdings wieder erschienenen Arbeiten bestätigt wird.

Schon dieser einzige Fall dokumentiert in geradezu klassischer Weise die Richtigkeit des von uns eingenommenen Standpunkts.

Wir sind aber in der Lage, noch andere dergleichen Fälle anzuführen.

Heute muß jedem richtig denkenden Botaniker van Tieghems Versuch, die Achse und das Blatt nach der Anordnung und dem Verlaufe der Gefäßbündel zu differenzieren, als gänzlich verfehlt erscheinen. Nach van Tieghem und seiner ganzen französischen Schule zeichnet sich jede Achse durch in einem Zylinder zusammengestellte Gefäßbündel aus, welche demnach im Durchschnitte ringförmig um eine zentrale Längsachse angeordnet sind. Dagegen sollen nach van Tieghem die Blätter ihre Gefäßbündel alle in einer, durch die Ebene der Blattspreite gegebenen, ausgebreiteten und durchwegs nach einer Seite hin orientierten Fläche haben. Da ergibt sich nun aber sofort die Frage, in welche Kategorie van Tieghem radiale Blätter, welche durch ihren Bau mit der Achse übereinstimmen und die Gefäßbündel zylindrisch um eine zentrale Längsachse angeordnet haben, einreihen wird? Wenn er konsequent sein wollte, so müßte er entschieden ein solches Blatt als Achse erklären. Oder wie würden nach dieser Definition einige schuppenartige oder sonst umgewandelte Blätter, bei denen die Gefäßbündel überhaupt nicht entwickelt sind, zu charakterisieren sein? Nach der verfehlten Theorie van Tieghems wären das überhaupt keine Blätter. Und welches anatomisches tertium comparationis würde man nach dieser Theorie zwischen einem grünen Blatt und einem Staubfaden oder einem Staubfaden oder einem Blumenblatt (die doch hoffentlich auch Hr. Zweigelt auch als umgewandelte Blätter ansieht) finden?

---

[1]) Wer sich über diesen Gegenstand näher informieren will, der wird diese Informationen in den diesbezügl. Arbeiten Nawaschins und Murbecks finden. Berichtlich und instruktiv ist die ganze Angelegenheit in Velenovskýs „Vergl. Morphologie“. Bd. III. p. 104 behandelt.

Wie könnte man schließlich für monofaciale Blätter eine morphologische Lösung finden, von denen doch bekannt ist, daß sie häufig zwei einander gegenüber orientierte Systeme von Gefäßbündeln haben?

Jeder unvoreingenommene Beobachter muß anerkennen, daß eine derartige Differenzierung morphologischer Werte ganz zwecklos, ja widersinnig ist. Und doch tauchen noch immer Autoren auf, welche den morphologischen Wert der Organe darnach beurteilen wollen, ob in denselben die Gefäßbündel in einer Fläche ausgebreitet oder konzentrisch angeordnet sind.

Es kann geradezu heraus gesagt werden, daß es eigentlich van Tieghem war, welcher zuerst in die Morphologie das entscheidende Wort „Anatomie“ eingeführt und dadurch soviel Wirrwarr angerichtet hat.

Heutzutage ist es aber schon über alle Zweifel erhaben, welchen Wert die anatomischen Kriterien van Tieghems haben.

Čelakovský hat an verschiedenen Stellen seiner Schriften diese Frage berührt und das Gebaren der Schule van Tieghems immer verurteilt. Aber nicht allein Čelakovský, sondern auch andere Autoren haben sich in demselben Sinne gegen die anatomische Methode bei der Beurteilung der morphologischen Werte ausgesprochen.

Um die Belege brauchen wir nicht weit zu gehen. Sogar Goebel, von dem doch gewiß niemand wird behaupten wollen, daß er gegen die Anatomie irgendwelche Voreingenommenheit habe, hat sich an mehreren Stellen seiner „Organographie“ energisch gegen die Einführung anatomischer Kriterien bei der morphologischen Beurteilung der Organe ausgesprochen.

Hören wir nur an, wie Goebel in dieser Beziehung (Organographie, Erste Auflage, Jena 1898, I, § 2, Seite 11) sich ausspricht: „Die äußere Gestalt hängt enge zusammen mit der Funktion und dem anatomischen Bau. Bei den Vegetationsorganen aber kann die Form und damit auch der anatomische Bau sich ändern, es tritt die „Metamorphose“ ein, und ein Blumenblatt ist homolog einem

Laubblatt, trotzdem es eine ganz andere Form hat. Auch der anatomische Bau ist bei homologen Organen oft ein ganz verschiedener, und die Versuche, die man gemacht hat, auf Grund des anatomischen Baues die blattähnlichen Zweige von *Ruscus* u. a. für Blätter zu erklären, sind so vollständig verunglückt, daß es sich nicht lohnt, sie der verdienten Vergessenheit zu entreißen."

Hier spielt Goebel eben auf die anatomischen Auslegungen van Tieghems und Duval-Jouves an, von denen wir in unserer ersten, in diesen Blättern publizierten Arbeit über die Phyllokladien der Asparageen eingehend gehandelt haben. Und die anatomischen Fakta van Tieghems und Duval-Jouves sind im Prinzip bis heutzutage richtig und würden nach den Voraussetzungen van Tieghems für die Auslegung, daß die fraglichen Organe teilweise Achsen — und teilweise Phyllomursprung haben, sprechen.

Wenn die modernen Anatomen aber in einigen Details Abweichungen gefunden haben, welche für den Achsenursprung der Phyllokladien Zeugnis abzulegen scheinen, so ändert dies an der Sache nichts. Übrigens werden wir über diesen Gegenstand noch in dem speziellen Teile der vorliegenden Abhandlung unsere Meinung sagen.

Wenn Goebel hätte konsequent und gerecht sein wollen, so hätte er in Verfolgung seiner oben zitierten Idee auch das erklärt haben müssen, daß, falls man auf Grundlage anatomischer Kennzeichen die Phyllokladien als Achsen hätte bezeichnen wollen, dies ein Fehler gewesen wäre. Und gerade dies ist für unser Thema von größter Wichtigkeit.

Damit jedoch einem daraus hervorgehenden Mißverständnisse, daß jemand die Worte Goebels zum Vorteile der Achsentheorie der Phyllokladien auslegen könnte, vorgebeugt werde, müssen wir mit Nachdruck hervorheben, daß Goebel die Phyllokladien als abgeplattete Achsen ansieht (S. 633), mit welcher Auffassung aber die damaligen Erfahrungen der Anatomen nicht übereinstimmten, welche in einem Teile der Phyllokladien den Charakter der Blattbildung auswiesen. Es war eben diese Nichtübereinstimmung, welche Goebel zu seinem zitierten Ausspruch veranlaßt hat. Wenn die anatomischen Charaktere nach den damaligen Ansichten für die Achsennatur sprechen würden und Goebel die Phyllokladien als Blätter ansehen würde, so müßte er sich, allerdings vice versa, ganz in demselben Sinne aussprechen. Und darum eben handelt es sich nur.

Dieser Beleg für die Meinung Goebels betreffs der Wichtigkeit anatomischer Fakta für die morphologische Bedeutung der Organe, ist in dessen Werk nicht vereinzelt. An verschiedenen Stellen verweist er ganz richtig darauf, daß jedes Organ sich mit demjenigen Gewebe versieht, welches es eben braucht. Wir führen aber gerade dieses Beispiel an, weil es unseren speziellen Fall betrifft.

Nach Durchlesung der Arbeit Zweigelts muß jedermann, der den Gegenstand, um den es sich hier handelt, beherrscht, zugeben, daß er im Prinzip sich für dieselben Ideen erwärmt, mit denen schon vor Jahren van Tieghem auf den Plan getreten ist. Wenn aber ein derartiger Charakter wissenschaftlicher Arbeiten, wie derjenige ist, an welchem Hr. Dr. Zweigelt Gefallen findet, Wurzel fassen sollte, so würde dies zur Folge haben, daß alle jene Wirrsale zurückkehren würden, welche durch van Tieghem und seine Schule in die Morphologie hineingekommen und, Gott sei Dank, durch die unermüdliche Arbeit einiger verdienstvoller Autoren verscheucht worden sind. Wir können nur den innigen Wunsch aussprechen, daß es auch jetzt Hrn. Dr. Zweigelt nicht gelingen möge, durch seine Arbeit die Richtung der wissenschaftlichen Morphologie in die von ihm beliebten Bahnen einzulenken.

Wir haben zwei, gewissermaßen historische Beispiele (Treub, van Tieghem) angeführt, aus denen gut zu ersehen ist, welches Schicksal in verhältnismäßig kurzer Zeit, Theorien erfahren haben, welche zwar mit großem Applomb aber auf ganz verfehlter (anatomischer) Grundlage aufgebaut waren. Und das genügt zu unserem Bedarf vollkommen. Wir werden weiter unten noch einige spezielle Beispiele aus der Morphologie und Systematik der Pflanzen anführen, an denen wir ad oculos demonstrieren werden, welche Bedeutung und welchen Wert anatomische Fakta für die Morphologie haben.

Zunächst müssen wir unsere Aufmerksamkeit einem Gegenstande zuwenden, wozu uns ein Ausspruch des Herrn Dr. Zweigelt zwingt. Derselbe vergleicht die Botanik mit der Zoologie, was die Anatomie betrifft, und sagt diesfalls in der Einleitung seiner Arbeit wörtlich: „In dieser Auffassung zeigt sich ein bedauernswerter Unterschied zwischen Zoologen und Botanikern. Die Zoologen haben von Anbeginn eine ganz andere Vorstellung von der Bedeutung der Anatomie (die allerdings hier einen etwas anderen Sinn hat) und Histologie, und haben sich zwecks systematischer Gruppierung niemals mit der äußeren Betrachtung und Beschreibung der Tiere begnügt; wer das Tiersystem aufmerksam studiert, wird allenthalben anatomische und ontogenitische Merkmale als maßgebende Einteilungsprinzipien wahrnehmen.“ Dieser ganze Passus in der Arbeit des Herrn Zweigelt samt den weiter unten folgenden Korollarien dazu ist nur auf einen für Leser, die über den ganzen Gegenstand nicht genügend orientiert sind, berechneten Effekt ausspekuliert. Bei näherer Analyse wird man bald zu der Überzeugung gelangen, daß die hinfälligen Behauptungen des Herrn Dr. Zweigelt verfehlt sind. Wir wollen annehmen, daß diese Verfehlungen auf einem Mißverständnisse und unzureichender Sachkenntnis beruhen. Für die Arbeitsmethode des Herrn Zweigelt ist das obige Zitat aus seiner Schrift charakteristisch, denn es beweist, daß dem genannten Autor offenbar das Verhältnis der Botanik zur Zoologie auf diesem Gebiete durchaus nicht klar geworden ist. Die in der Klammer des Zitats angeführte Bemerkung über den „allerdings etwas anderen Sinn“ der Anatomie in der Zoologie als in der Botanik läßt uns ahnen, daß Herr Dr. Zweigelt selbst bei der Verfassung seines Artikels keinen genügend festen Boden unter sich gefühlt hat und daß er durch die erwähnte eingeklammerte Bemerkung sich ein Hinterpförtchen offen lassen wollte.

Herr Dr. Zweigelt weiß offenbar nicht, daß das, was in der Zoologie mit dem Namen Anatomie bezeichnet wird, in botanischem Sinne Morphologie ist. Für den Zoologen bedeutet die Anatomie das Studium der inneren Organe des tierischen Körpers. Und dieses Studium ist doch ganz identisch mit der Pflanzenmorphologie, denn dieselben Organe, welche im Inneren des Tierkörpers eingeschlossen sind, befinden sich bei der Pflanze auf der Oberfläche.

Wenn wir bei den Pflanzen die Verhältnisse der Geschlechtsorgane ergründen wollen, so untersuchen wir die Blüten als äußere Organe, welche auch ohne Zuhülfenahme des Messers unseren Sinnesorganen zugänglich sind.

Wenn wir jedoch die Geschlechtsorgane der Tiere untersuchen wollen, so müssen wir erst zu denselben gelangen, weil sie im Innern des Körpers verborgen sind. De facto tun wir aber in einem wie in dem anderen Falle dasselbe. —

Also dazu, wozu der botanische Morpholog durch bloßes äußerliches Beobachten gelangt, bedarf der Zoolog seine Anatomie.

Im Kerne der Sache sprechen wir aber in beiden Fällen über die Morphologie im botanischen Sinne.

Wenden wir, um der Sache eine weitere Seite abzugewinnen, unsere Aufmerksamkeit den Atmungs- und Sekretionsorganen zu. Bei den Pflanzen werden diese beiden Funktionen von den Blättern versehen, bei den Tieren sind diese Funktionen gleichmäßig eigenen Atmungswerkzeugen (Lungen, Kiemen, Tracheen) und eigenen Sekretionsorganen (Nieren, Nephridien, malpigischen Drüsen etc.) zugewiesen. Die Blätter sind dem botanischen Morphologen leicht zugänglich, wogegen der zoologische Morpholog (oder wenn es besser gefällt: Anatom) den Tierkörper zerschneiden muß, bevor er zu dem zu untersuchenden Organe gelangt. In beiden Fällen aber handelt es sich wieder um ein und dieselbe Tätigkeit, um den gleichen Vorgang, welcher eben den Begriff der Morphologie in sich faßt.

Wenn wir jedoch die innere Zusammensetzung des Blattes als eines Organs untersuchen, so ist dies wieder dasselbe, als ob wir z. B. an einem mikroskopischen Schnitte in der Zoologie die Zusammensetzung der Nieren oder Lunge beobachten würden. Das ist aber keine Anatomie im zoologischen Sinne, das ist Histologie. Und in der Botanik ist die Anatomie und Cytologie der zoologischen Histologie und Cytologie analog. Und daß ferner die Cytologie in der Botanik in keinem Zusammenhange mit der Morphologie sein kann, wird hoffentlich auch Herr Dr. Zweigelt zugeben. Damit wollen wir allerdings der wissenchaftlichen Bedeutung der Pflanzencytologie keinen Abbruch tun.

Und wenn wir schließlich in unserer Vergleichung noch weiter gehen und z. B. das Innere des Fruchtbodens (der Placenta, der Lagerung der Eichen etc.) untersuchen, ist denn das schließlich nicht ganz dasselbe, was wir in der Zoologie tun, wenn wir dort die Lage der Eierstöcke, des Uterus etc. in der Leibeshöhle des Tieres untersuchen? Und in diesem Falle handelt es sich ja doch auch in der Botanik um die Morphologie und nicht um die Anatomie, wenngleich wir genötigt sind, das betreffende Organ zu sezieren, um uns über die Lage seiner inneren Komponenten Überzeugung zu verschaffen. Hier tritt die nahe Verwandtschaft, ja man kann sagen Identität der Pflanzenmorphologie mit der zoologischen Anatomie in dem Sinne, wie Herr Dr. Zweigelt sie sich vorstellt, in markanter Weise hervor.

Was sollen wir uns dann noch von dem Falle denken, den Herr Dr. Zweigelt in folgender Weise anführt: „Wer würde heute über die Provenienz der Kehlkopfknorpel und bestimmter Gehörknöchel wissen, wer würde sie ihrem Wesen nach richtig verstehen, wenn nicht die ununterbrochene Kette von Zwischenformen in Verbindung mit der Individualentwicklungsgeschichte jeden Zweifel ausschließende Schlüsse gestattete?“

Da bleibt uns wahrlich der Verstand stillestehen! Was beweist Herr Dr. Zweigelt nach diesem Satz? Zeigt ja doch schon die Formulierung desselben deutlich, daß es sich hier abermals um die vergleichende Morphologie, wie wir dieselbe in der Botanik auffassen, handelt und daß sich hier der Begriff der zoologischen Anatomie wieder mit dem Begriffe der botanischen Morphologie deckt. Oder will etwa Herr Dr. Zweigelt, der so gern mit seinen zoologischen Kenntnissen prunkt, sagen, daß zum Verständnisse der Ohrknöchel das mikroskopische Studium ihrer Ausschliffe beigetragen hat?

Die weitere Verfolgung dieses Gegenstandes würde uns zu weit führen und deshalb sehen wir von demselben schon ab. Das, was wir angeführt haben, wird hoffentlich genügen, um Klarheit darüber zu schaffen, auf was für Grundlagen die Behauptungeu des Herrn Dr. Zweigelt ruhen.

Treten wir nun an die Behandlung einiger spezieller Fälle heran, an denen wir zeigen wollen, welche Bedenken die Anatomie für die vergleichende Morphologie und Systematik hat.

Den Anatomen zufolge sollten sich Organe verschiedenen morphologischen Ursprungs durch eine verschiedene Zusammensetzung ihrer Gewebe unterscheiden. Andere Unterscheidungskriterien hat ja die Anatomie auch nicht. Wenn wir aber einige zusammengesetzte Fälle, welche uns von der Pflanzenwelt geboten werden, in Betracht ziehen, so machen wir bald die Erfahrung, wie gefährlich es wäre, wenn wir uns allein auf anatomische Fakta verlassen wollten.

Was wird der Anatom mit den niedrigst organisierten höheren Pflanzen, nämlich mit den Vertretern der Lemnaceen beginnen? Wie wollte er denn auf Grund ihrer Anatomie deren morphologische Bedeutung und ihre systematische Verwandtschaft zur Lösung bringen? Wir zweifeln sehr, daß er zu einem befriedigenden Resultate gelangen würde. Wie könnte denn auch die Anatomie uns darüber aufklären, daß zwischen der *Wolffia arrhiza* und der Familie der Araceen irgend welche Beziehungen vorhanden seien. Ist ja doch eine solche *Wolffia* nichts weiter als ein unbedeutendes, linsenförmiges Pflänzchen von anatomisch und morphologisch im höchsten Maße reduzierter Struktur. Unter dem Mikroskop finden wir, daß dem Pflänzchen alle Merkmale höher organisierter Pflanzen überhaupt fehlen. Wir finden da keine Spaltöffnungen, keine Gefäßbündel, und die ganze Pflanze nähert sich vermöge ihrer Zusammensetzung und in ihrem Habitus vollkommen dem Lager eines niedrigen Thallophyts. Wenn der Anatom in diesem Falle konsequent sein wollte, so müßte er diese Pflanze unter die Thallophyten einreihen, weil sie faktisch, was den anatomischen Bau anbelangt, mit denselben durchaus übereinstimmt. Dementgegen hat uns die Morphologie in sicherem Verlaß auf die Prinzipien ihrer vergleichenden Methode, eine keinen Zweifel aufkommen lassende Aufklärung und Belehrung über die morphologische Bedeutung und systematische Stellung der Lemnaceen verschafft.

Oder nehmen wir einen anderen Fall aus den höchst reduzierten höheren Pflanzen. Die Prokaulome einiger Vertreter der Rafflesiaceen zeigen sich dem Beschauer nur in der Gestalt absolut undifferenzierter Fasern, welche in das Wurzelgeflecht der Wirtspflanzen eindringen. Die Rafflesien erhalten sich die ganze Zeit ihrer Vegetation über nur durch diese Fasern am Leben. Wie wollte nun ein Anatom der morphologischen Bedeutung dieser Gebilde, die sich von dem Mycelium eines Pilzes fast gar nicht unterscheiden, auf den Grund kommen? Vergeblich wäre da alles Forschen nach Gefäßbündeln, nach Spaltöffnungsapparaten etc. Der die staunenerregenden Prokaulomorgane, welche an verwandten Pflanzen vorkommen, in Betracht ziehende und vergleichende Morpholog wird jedoch die Bedeutung dieser Gebilde bald begreifen und sich über dieselben ein untrügliches Urteil bilden. (Siehe Velenovskýs Morphologie.)

Bei der Gattung *Hydnora* sind dementgegen die Prokaulome anatomisch so zusammengesetzt, daß sie Achsenrhizomen ähneln, wofür sie aber nicht gehalten werden dürfen, da sie morphologisch den vorangeführten Prokaulomen gleichwertig sind.

Schenken wir nun unsere Aufmerksamkeit den einzelnen morphologischen Werten, wie sie sich im Lichte der Anatomie zeigen. Als wichtiges Kriterium der Achsen wird von den Anatomen die konzentrische Anordnung der Gefäßbündel bezeichnet. Da fragen wir nun aber, wie der Anatom eine sympodial entstandene Achse von einer monopodialen unterscheidet, mit anderen Worten gesagt, wie er uns mit Hilfe der Anatomie das Sympodium und das Monopodium auslegen wollte. Die sympodiale Achse der Gattung *Vitis* wird auf dem Durchschnitte gerade dasselbe Bild zeigen wie eine monopodiale Achse. Zur Auslegung dieser Probleme kann uns die Anatomie nicht im mindesten behilflich sein, obzwar die Sache morphologisch sehr klar und wichtig ist.

Oder versuchen wir es nur, die Achse und das Blatt voneinander anatomisch zu differenzieren. Hier können wir nur von der Höhe der schon gegebenen Auslegung van Tieghems ausgehen, daß die Achse durch ein zentral angeordnetes System von Gefäßbündeln charakterisiert erscheint, während das Blatt diese Anordnung in der Fläche ausbreitet. Einer solchen Auslegung gegenüber kann man sofort eine ganze Reihe von Fällen anführen, daß dieselbe nicht zutrifft.

Wir stimmen vollkommen mit Goebel überein, welcher sagt (Organographie, 1. Aufl., I, S. 12): „Alle Versuche einer einfachen Definition von „Caulom“ (Stengel) und Phyllom sind mißlungen und zwar weil keines der Merkmale, auf welche sie sich stützen, in allen den verschiedenen Verwandtschaftsreihen konstant ist. Pflanzen sind eben Lebewesen, deren Organbildung sich nicht nach Definitionen richtet, was wir können und was allein im Grunde Interesse hat, ist nur das, die Modifikation der Organbildung innerhalb einer Gruppe durch Vergleichung aller Charaktere festzustellen.“

Aus demselben Grunde hat auch Velenovský, welcher sich bestrebt hat, durch eine morphologische Definition die Pflanzenorgane zu erfassen, sowohl für die Achse als auch für das Blatt, bloß eine theoretische, auf der Anaphytosentheorie basierte Definition gegeben.

Die Vergleichung aller Merkmale ist also vonnöten, wenn wir z. B. das Blatt als solches unterscheiden wollen. Natürlich müssen wir in erster Linie solche morphologische Fakta vergleichen, von denen wir positiv wissen, daß dieselben, richtig angelegt, niemals täuchen können. Dagegen ist bezüglich der anatomischen Merkmale schon unzähligemal nachgewiesen worden, daß sie entweder gar nichts besagen oder zu fehlerhaften Auslegungen verführen. Wie sollen wir dann den Vorgang benennen, welcher sich damit begnügen will, nur auf Grund von anatomischen Fakten an die Lösung der Bedeutung von Pflanzenorganen heranzutreten?

Wir fügen gleich einige Beispiele an. Der gemeine *Juncus communis* hat einen seitlichen Blütenstand, welcher aus der Seite zylindrischer Gebilde hervorkommt, die vermöge ihrer Gestaltung und ihrer anatomischen Zusammensetzung vollkommen mit den sterilen Blättern übereinstimmen. Der Morpholog wird nicht daran zweifeln, daß die sterilen Gebilde wirkliche Blätter sind, aber die blütentragende Gebilde gewiß nicht als gleichwertige Organe ansehen, obzwar zwischen beiderlei Gebilden in der äußeren Gestaltung kein Unterschied zu erblicken ist. Er wird sofort den unterhalb des Blütenstandes befindlichen Teil als Achse, welche durch den Blütenstand abgeschlossen ist, den Teil oberhalb des Blütenstandes als eine Stützbraktee erklären, welche eine bedeutende Vergrößerung erlangt, als stark entwickeltes Organ den Blütenstand seitwärts gedrückt und an der Achse scheinbar eine terminale Stellung eingenommen hat. Doch wie wird uns diesen in der Wirklichkeit so einfachen Gegenstand ein Anatom erklären? Ist ja doch die anatomische Zusammensetzung des unter dem Blütenstand befindlichen Achsenteils vollkommen übereinstimmend mit der Anatomie des Blattes. Hier gibt einen deutlichen Fingerzeig die an der

Basis der Braktee erhaltene Scheide, aus welcher auch das Blütenbüschel hervorkommt. Eine noch viel schwierigere, ja unlösbare Aufgabe bietet den Anatomen die Differenzierung des blühenden Stengels von dem Basalblatte. Hier ist die Ähnlichkeit und anatomische Struktur so vollkommen übereinstimmend, daß wir uns gar nicht darüber wundern können, wenn die älteren Botaniker die Blätter als sterile Stengel angesehen haben. Erst als es gelang, an der Basis eine kleine verkümmerte Knospe zu entdecken, welche im Blatt vollständig verborgen ist und niemals zur Entwicklung gelangt, war es über allen Zweifel sichergestellt, daß wir es da wirklich mit echten pseudoterminalen Blättern zu tun haben.

Da läßt uns also die Anatomie, welche nach Herrn Dr. Zweigelt in erster Linie die führende Rolle spielen soll, abermals gänzlich im Stich.

Über die Differenzierung der Achsen und Blätter auf Grund anatomischer Kriterien werden wir noch weiter im speziellen Teile dieser Arbeit sprechen und darum lassen wir hier von der Anführung weiterer, hierher einschlägiger Beispiele ab.

Fragen wir Anatomen vom Schlage des Herrn Dr. Zweigelt, auf welche Weise sie die Quirle vollkommen gleichartiger blattartiger Gebilde, z. B. bei den Gattungen *Galium* und *Asperula* auslegen wollten? Der Morpholog erkennt auf Grund der Vergleichung mit verwandten Gattungen bald, daß es sich in diesem Falle keineswegs um Blattquirle handelt, sondern daß wir es da bloß mit zwei gegenständigen Blättern zu tun haben, deren Nebenblätter sich so vergrößern, daß sie, was die Größe anbelangt, ihren Blättern vollkommen gleichkommen. Und dennoch konguiren in diesem Falle die Nebenblätter mit den Blättern bis in die kleinsten Details so, daß es bei bloßer Besichtigung (umsoweniger allerdings durch anatomische Untersuchung) den allermindesten Unterschied zu finden unmöglich ist.

Ein sehr belehrendes Beispiel zu dem Verhältnisse der Anatomie zur Morphologie bieten uns verschiedene mehrkapselige Fruchtknoten. Wenn das Axiom einiger Anatomen (daß man auf anatomischem Wege die ursprünglichen morphologischen Werte zu unterscheiden vermag) richtig wäre, so müßten wir auf dem Querschnitte eines Fruchtknotens spielend leicht erkennen müssen, aus wieviel Karpellen er zusammengesetzt ist, denn die durch die Mitte der Fruchtblätter hindurchlaufende Zahl der Nerven müßte uns die Zahl der Karpelle sofort verraten. Es gibt aber sehr viele Fruchtknoten, wo diese Nerven vollständig verschwinden und an deren Stelle Kommissuralnerven entwickelt sind, welche gar keine morphologische Begründung haben. Biologisch sind dieselben allerdings begreiflich, weil sie den Eichen, die an der anliegenden Placenta sitzen, Nahrungsstoffe zuführen. Aber es kommt auch vor, daß auch die dorsalen Nerven fehlen und daß der Fruchtknoten ganz nervenlos ist. Wie wird uns die Anatomie sagen, aus wieviel Karpellen der Fruchtknoten zusammengesetzt ist? Solche Fälle haben wir bei den Gräsern (Gramineen), in den

Gattungen *Myrica, Globularia* u. a. Ja viele Fruchtknoten verlieren auch die Kommissuren, der Fruchtknoten bildet ein homogenes Ganze ohne alle anatomische und morphologische Differenzierungen. Hier kann uns nur die vergleichende Methode helfen. Wir vergleichen einen solchen Fruchtknoten mit Fruchtknoten verwandter Gattungen und Arten, wir vergleichen die Ausbildung der Griffel und Narben, vergleichen auch noch den ganzen Blütenplan, und aus diesen Vergleichungen ziehen wir dann endlich den Schluß über die Anzahl der Karpelle in dem betreffenden Fruchtknoten.

Oder wie will uns die Anatomie den bekannten Fall an dem Fruchtknoten der Primulaceen erklären? Hier werden die Eichen von einer zentralen Placenta getragen, welche in keinem Zusammenhang mit den Fruchtblättern steht, sondern im Gegenteil eine direkte Verlängerung der Blütenachse bildet, wie man sich anatomisch leicht überzeugen kann. Die Anatomie könnte uns da höchstens auf den falschen Weg führen, daß die Placenta eine bloße Verlängerung der Achse, ein Achsengebilde ist, daß die Eichen an dieser Achse sitzende Blatt- oder Knospenorgane sind. Und doch bedeutet das in Rede stehende Gebilde nichts anderes, als eine Verschmelzung der basalen Lappen der Fruchtblätter. — Zweifellos handelt es sich also um ein Gebilde von Phyllomursprung. Die nähere Auslegung dieses Falls kann der Leser in Velenovský's Vergl. Morphol., T. III, S. 970, finden.

Wenn die Anatomie Organe mit Rücksicht auf ihren morphologischen Wert darnach unterscheiden will, ob sie verschieden differenzierte Gewebe haben, wie will sie uns dann die morphologische Bedeutung einer gewöhnlichen Pflaumen- oder Kirschenfrucht erklären? Die fleischige und die steinharte Hülle des Samenkernes sind ja doch vermöge ihrer anatomischen Struktur so weit voneinander verschieden, daß es gewiß niemand einfallen wird, dieselben als anatomisch homolog zu erklären. Und trotzdem sind sowohl das steinige Endokarp als auch das fleischige Exokarp nur Produkte, welche aus der Differenzierung der morphologisch vollkommen homogenen Grundlage entstanden sind. Oder wollte die Anatomie gar behaupten, daß wir es hier mit einem paradoxen Falle zweier superponierter Karpelle zu tun haben? Wenn die Anatomie tatsächlich für die Morphologie eine solche Bedeutung hätte, wie ihr dieselbe von Herrn Dr. Zweigelt beigelegt wird, dann müßte man allerdings einer solchen widersinnigen Ansicht beipflichten. Wir haben nur einige Beispiele — womöglich verschiedenartigsten Charakters — aus der Pflanzenmorphologie angeführt, glauben aber, daß dieselben demjenigen, der sich belehren lassen will, hinreichen werden. Wem das Angeführte aber noch nicht genügt, den verweisen wir auf das Kompendium Velenovský's, wo er noch eine ganze Menge anderer Beispiele finden wird. Übrigens kann man auch in anderen Arbeiten, sofern sie die Morphologie der Pflanzen betreffen, eine Menge weiterer Belege zu diesem Thema finden. (Goebels Organographie, verschiedene Abhandlungen Čelakovskýs, Pax, Morphologie u. m. a.) Oder es sei hier an die neueste Arbeit von J. C. Schoute, Beiträge zur Blattstellungslehre (Extrait du Recueil des Travaux botaniques Néerlandais, Vol. X, Livr. 3 et 4, 1913, S. 315—318) hingewiesen, wo die Bedeutung der Ontogenie und Anatomie für die Morphologie in derselben Weise besprochen wird, wie wir es getan haben. In der zitierten Arbeit, trotzdem sie vom neuesten Datum ist (1913), sagt der genannte Autor (p. 318): „Wenn wir die wichtigsten Handbücher und zusammenfassenden Werke der Morphologie durchsehen, wie Hofmeisters Allgemeine Morphologie, Eichlers Blütendiagramme, Pax' Allgemeine Morphologie der Pflanzen, Velenovskýs Vergleichende Morphologie der Pflanzen, Potoniés Grundlinien der Pflanzenmorphologie, so sehen wir, daß die Anatomie entweder gar nicht (Velenovský) oder doch nur in vereinzelten Fällen berücksichtigt wird.“ Und weiter unten: „Ein solches anscheinend durch nichts berechtigtes Vorherrschen der „oberflächlichen“ Betrachtungsweise der höheren Pflanzen, was wir weder in der Zoologie noch bei den Thallophyten finden, wird nun aber verständlich, wenn wir einsehen, daß die höheren Pflanzen in dem sich an der Oberfläche abspielenden Vorgang der Aneinanderreihung der Verbreitungskreise ein Element besitzen, das die morphologischen Verhältnisse beherrscht.“

Bei dieser Gelegenheit übernehmen wir auch Schoutes Zitat aus Bowers »The Origin of a Land Flora« (London 1908, p. 685): „But in dealing with anatomical facts it must be remembered always that in any progressive evolution vascular structure follows, and does not dictate external form.“

Es erübrigt uns noch, mit einigen Worten die systematische Bedeutung anatomischer Merkmale zu würdigen. Wir hätten darüber kein Wort mehr gesagt, wenn uns die Arbeit des Hrn. Dr. Zweigelt nicht dazu veranlaßt hätte, es nochmals zu ergreifen, um die Behauptungen des genannten Autors auf das richtige Maß zurückzuführen. Hr. Dr. Zweigelt erklärt diese anatomischen Merkmale für höchst wichtige Hilfsmittel und behauptet, „daß wir sie systematisch nicht nur verwerten dürfen, sondern vielmehr verwerten müssen.“ Hr. Zweigelt weiß offenbar nicht, wieviele Versuche, die Systematik auf anatomische Merkmale zu gründen, bereits Schiffbruch erlitten haben. Allerdings, sofern es sich um große Pflanzengruppen handelt, finden wir häufig irgend ein anatomisches, allen oder wenigstens der Mehrzahl der in diese Gruppe gehörigen Pflanzen gemeinsames Merkmal. So wissen wir z. B., daß den Monokotylen der Kambialkreis fehlt und daß die Gefäßbündel ihrer Achsen zerstreut sind. Wir wissen ferner, daß demgegenüber die Dikotylen sich durch konzentrisch im Kreise angeordnete Gefäßbündel auszeichnen. Daraus können wir aber durchaus nicht den Schluß ziehen, daß die Gymnospermen phyllogenetisch den Dikotylen näher stehen als den Monokotylen, wie wir eigentlich nach dem Zusammentreffen so „konstanter“ Gewebe, wie es in diesem Falle die Achsengewebe sind, schließen sollten.

Wenn Hr. Dr. Zweigelt behauptet, daß er mit der größten Wahrscheinlichkeit die Frage der systematischen Stellung der Smilacoideen und Parideen gelöst habe, so müssen wir diese Behauptung als vorzeitig erklären, da wir die altbewährte Erfahrung für uns haben, daß die auf anatomischer Grundlage aufgebaute Systematik sich gewöhnlich nicht bewährt hat und von ernsthaft arbeitenden Autoren nicht angewandt worden ist.

Darüber, wie Hr. Zweigelt in der systematischen Literatur bewandert ist, legt am besten der Umstand Zeugnis ab, daß er als Beleg für den hohen Wert der Anatomie für die Systematik Pallas Arbeiten über die Cyperaceen anführt. Wenn Hr. Dr. Zweigelt sich überhaupt wissenschaftlich mit den Cyperaceen beschäftigt oder sich wenigstens literarisch über dieselben informiert hätte, so müßte er wissen, daß die neuere anatomische Systematik nicht viel Licht in das System der Cyperaceen gebracht hat. Ascherson[1]) wenigstens hat in seiner Synopsis, deren systematischen Wert hoffentlich auch Hr. Dr. Zweigelt nicht bezweifeln wird, sich in demselben Sinne wie wir geäußert. C. B. Clarke[2]), der beste Kenner der Cyperaceen, ignoriert Pallas System gänzlich und führt Pallas Gattungen gar nicht einmal an. Worin soll da also die Wichtigkeit von Pallas System liegen? Vielleicht sieht dieselbe Hr. Dr. Zweigelt darin, daß Pallas Distribution nicht in Gebrauch ist? Es ist dies ein abermaliger Beleg dafür, wie wenig gründlich die Arbeit des Hrn. Dr. Zweigelt fundiert ist. Hrn. Zweigelts Erwähnung von den Arbeiten der Schüler Fritschs ist zwar schön gesagt, bedeutet aber im ganzen nichts. Warum hat denn Hr. Dr. Zweigelt nicht wenigstens einen konkreten Fall angeführt, damit es klar werde, was er sich bei der phrasenhaften Bemerkung: „Solchermaßen richten sich die Auffassungen Daněks selbst" gedacht hat? Hier sehen wir auch am besten, wie Hrn. Zweigelts Beispiele versagen. Sehen wir uns dieselben einmal näher an. Wer sich ernsthaft mit Systematik beschäftigt, kommt bald zu der Erkenntnis, daß die Differenzierung der Spezies bloß auf Grund anatomischer Kennzeichen zu überflüssiger Zersplitterung führt, weil die anatomische Struktur sehr bedeutend variiert. Und diese Variierung der Struktur kann durch die mannigfaltigsten äußeren Ursachen veranlaßt werden.

Oder sehen wir zu, welchen Erfolg Giesenhagens Versuch, das System der Gattung *Niphobolus* (Giesenh.) an anatomischen Merkmalen aufzubauen, gehabt hat. In jüngster Zeit hat sich Domin in seiner Arbeit über australische Farne[3]) über diesen Versuch sehr ungünstig ausgesprochen, indem er sagt: „Giesenhagen hat bei der Artumgrenzung die anatomischen Charaktere in erster Linie berücksichtigt. Seine Monographie bildet einen wertvollen Beitrag zur Anatomie der Farne, läßt aber vom systematischen und besonders vom pflanzengeographischen (Standortsangaben!) Standpunkte aus viel zu wünschen übrig, da sie die Aufgabe einer jeden Monographie, ein womöglich natürliches, der Phyllogenie entsprechendes System zu schaffen, nicht erfüllt. Es zeigt sich, daß die anatomischen Charaktere größtenteils Anpassungsmerkmale sind und dementsprechend variiert auch der anatomische Aufbau der Blätter mitunter bei einer und derselben Art."

---

[1]) Ascherson, Gr., Synopsis der mitteleuropäischen Flora. II. p. 266.

[2]) Illustrations of *Cyperaceae*. London 1909; New Genera and Species of *Cyperaceae*. London 1908 u. a.

[3]) Domin, Beiträge zur Flora und Pflanzengeographie Australiens. I. p. 190. (Bibliotheca Bot.)

Wir haben bloß einige Momente über die Bedeutung der Anatomie in der Systematik hervorgehoben. Eine Fülle anderer ist in der einschlägigen Literatur leicht zu finden. Hier würde uns deren Ausführung zu weit führen.

Über die Bedeutung der Entwicklung in der Jugend, wovon Hr. Dr. Zweigelt in der Einleitung seines Artikels ebenfalls Erwähnung tut, werden wir kein Wort verlieren, weil dieser Gegenstand mit unserem speziellen Fall nichts zu tun hat. Nur darauf wollen wir aufmerksam machen, daß Velenovský dieser Sache in seiner „Vergleichenden Morphologie" große Aufmerksamkeit geschenkt hat und zu dem Ergebnisse gelangt ist, daß die Entwicklung in der Jugend für die morphologische Bedeutung ebenso wenig von Bedeutung ist wie die Anatomie. In dieser Beziehung können wir auch auf die Bemerkungen Paxs in seiner Morphologie oder auf schon oben erwähnte und zitierte neueste Arbeit J. C. Schoutes[1]) verweisen. Das alles ist aber Hrn. Dr. Zweigelt offenbar unbekannt und deshalb würden wir ihm empfehlen, sich doch ein wenig in der Literatur umzusehen.

Hiermit wäre also in Kürze das Thema, dessen Behandlung wir uns vorgenommen haben, in dem von uns für den speziellen Fall vorgesetzten Umfange erschöpft. Wenn wir alles zusammenfassen, so gelangen wir zu folgendem Resultate. Anatomische Merkmale als alleiniges und entscheidendes Kriterion sind für die Pflanzenmorphologie und Systematik absolut ungenügend und unzulässig. Die anatomische Struktur bietet uns in sehr vielen Fällen überhaupt keinen Leitfaden, in anderen Fällen kann sie uns auf Abwege führen. Wenn man der Anatomie eine führende und leitende Rolle zugestehen wollte, so müßte dieselbe imstande sein, alle Fälle zu erklären und dürfte sie keine Ausnahmen zugestehen. Das gibt es aber nicht. Manchmal zeigt zwar irgend ein anatomisches Merkmal in gewissen Pflanzengruppen oder Organen Konstanz, es kann aber durch verschiedene biologische Bedingungen Veränderungen unterliegen.

Schließlich ist auch aus praktischen Gründen der Vorgang der Anatomen nicht berechtigt. Warum sollte man zweifelhafte anatomische Diagnosen und Definitionen in Anwendung bringen, wenn zuverlässige morphologische Kriterien zu Gebote stehen? Jeder, der in der Systematik arbeitet, wird sicher nicht eher zu einer anatomischen Diagnose greifen, zumal die letztere auch noch technische Schwierigkeiten bietet. Eine Crucifere z. B. wird man gewiß viel lieber nach morphologischen Kriterien bestimmen als nach verschiedenen Detailmerkmalen in den Geflechten.

---

[1]) Schoute, l. c.

Wer nur ein wenig in der Morphologie bewandert ist, wird keinen Zweifel darüber haben, daß das anatomische Dogma sich mit der Morphologie nicht indentifizieren läßt. Die Anatomie hat eine Bedeutung für die Biologie, Ökologie und Physiologie, aber ihre Bedeutung für die phylogenetische Morphologie ist äußerst gering. Und in der Systematik, welche doch der speziellen Morphologie gleichbedeutend ist, kann man von der Anatomie in erster Linie gar keinen Gebrauch machen. Da kann eher der Chemismus der Geflechte bei der Abschätzung verwandtschaftlicher Beziehungen einen Leitfaden abgeben als deren anatomische Zusammensetzung. Wenn wir von der Anatomie in der Morphologie und Systematik Gebrauch machen wollen, dann dürfen wir ihr nur die zweite Stelle zugestehen, und auch das nicht immer. Manchmal müssen wir sie ganz zurückweisen. Darüber äußert sich sehr treffend Goebel (Organographie, 2. Aufl., p. 621) in seiner Kritik von De Candolles Abhandlung über die epiphyllen Blüten: — „ — — —; den anatomischen Verhältnissen, auf welche der Verf. sich hauptsächlich stützt, kann ich für die Entscheidung morphologischer Fragen hier wie sonst nur eine sekundäre Bedeutung zuschreiben, es gibt sehr viele Umänderungen der Gestaltung, die anatomisch sich nicht aussprechen."

Von höchster Tragweite können schließlich die Bemerkungen Solereders[1] in seinem allgemein anerkannten und eben die systematische Anatomie behandelnden Werke sein. Dieser Forscher, an dessen ausnehmend großen Erfahrungen in der Anatomie doch niemand, also auch Hr. Dr. Zweigelt, keineswegs zweifeln kann, äußert sich am Schlusse der Einleitung seines Buches solchermaßen:

„Am Schlusse der Einleitung komme ich noch auf die im Vorwort aufgeworfene Frage zurück, ob und in welchem Grade sich das erfüllt, was man von der Einführung der anatomischen Methode erwartet hat. Die Antwort lautet in jeder Hinsicht günstig. Nur diejenigen werden von dem Ausfall derselben enttäuscht sein, welche wähnten, daß mit der anatomischen Methode eine ganz neue Ära für die Systematik angebrochen sei und glaubten, daß endlich mit dem nach ihrer Anschauung ganz einseitig auf Blüten- und Fruchtmerkmale basierten System gebrochen werde. Ein neues System wird mit Hilfe der neuen Methode nicht geschaffen. Es zeigt sich vielmehr, daß das auf exomorphe Merkmale und insbesondere auf die Blütenverhältnisse mit großem Fleiße und Geschicke gegründete System im allgemeinen der Prüfung mit der neuen Methode standhält, daß das von den älteren Systematikern geschaffene System im großen und ganzen ein natürliches ist, soweit man von einem solchen, namentlich ohne paläontologisch-historische Forschung, sprechen kann. Von einer wirklichen Substitution der äußeren Merkmale durch die anatomischen kann nicht die Rede sein: es handelt sich nur um eine

---

[1] Solereder, Systematische Anatomie der Dikotyledonen. Stuttg. 1899.

Verwertung der endomorphen neben den exomorphen. Die anatomische Methode ist nur eine Hilfsmethode, aber eine sehr gewichtige.“ Und weiter unten: „Es muß aber auch an dieser Stelle vor einer Überschätzung der anatomischen Merkmale dringlichst gewarnt werden, von welcher sich bereits Beispiele in der Literatur finden.“ Und noch weiter: „Endlich müssen bei Lösung systematischer Fragen stets die exomorphen Charaktere neben den endomorphen entsprechende Berücksichtigung erfahren.“

Wenn ein Solereder sich auf diese Weise ausdrückt, so sollte schon Hr. Dr. Zweigelt davon Überzeugung gewinnen, daß seine Ansicht über die Verwendung der anatomischen Merkmale in erster Linie nicht richtig sei.

Übrigens hat Solereder noch an vielen anderen Stellen seines Meisterwerkes gelegentliche Bemerkungen derselben Art beigefügt.

II. Die Phyllokladien der Asparageen.

Zur Orientierung des Lesers über diese Frage möge zunächst folgendes angeführt sein:

Unserer Auslegung zufolge sind die grünen, assimilierenden Organe der Gattungen *Asparagus* und *Myrsiphyllum* als wirkliche, assimilierende Achsen anzusehen, wogegen die Vertreter der übrigen drei Gattungen *Ruscus, Danaë* und *Semele* zusammengesetztere Organe tragen, welche teilweise aus Partien von Phyllom- und teilweise aus Partien von Achsenursprung bestehen. Die morphologischen Gründe, weshalb wir in dieser Beziehung den eben erwähnten Unterschied zwischen den Gattungen *Asparagus* und *Myriophyllum* einer- und den übrigen obengenannten Gattungen anderseits machen, kann der geneigte Leser in den Arbeiten Velenovskýs und in meiner bereits veröffentlichten Abhandlung über diesen Gegenstand finden.

Dementgegen erklären die Gegner der Theorie von der teilweisen Achsen- und teilweisen Phyllombeschaffenheit der Gattungen *Ruscus, Danaë* und *Semele* die Assimilationsorgane sämtlicher Asparageen für vollkommene Achsen, welche die Funktion früherer Blätter übernommen haben.

Zu den Verteidigern der letzterwähnten Ansicht gehört auch Hr. Dr. Zweigelt, welcher sich in seiner Abhandlung über diesen Gegenstand hauptsächlich mit der Anatomie der Phyllokladien beschäftigt und seine Resultate (namentlich die Auslegung der „Urphyllokladien“) wesentlich nur auf anatomischer Grundlage aufbaut, da er im Eingang seiner umfangreichen Arbeit bloß einige Seiten derselben auf der morphologischen Auslegung der merkwürdigen Assimilationsorgane der Gattung *Ruscus* und ihrer Verwandten gewidmet hat.

Was den Vorgang anbelangt, hat Hr. Dr. Zweigelt sich vollständig an jenen unserer früheren Arbeit gehalten, den wir deshalb, der Übersichtlichkeit halber, auch jetzt in den nachfolgenden Auseinandersetzungen einzuhalten gedenken.

A) Die morphologische Bewertung der Seiten der Phyllokladien.

Hr. Dr. Zweigelt befaßt sich gleich anfangs mit der Frage, wie man die morphologische Seite der Phyllokladien der Gattung *Ruscus, Danaë* und *Semele* zu beurteilen habe. Hr. Zweigelt behauptet, daß die morphologische Bedeutung der Ober- und Unterseite der genannten Organe nur nach der Lage und Orientierung der Gefäßbündel beurteilt werden dürfe. Wenn Hr. Zweigelt aber die Assimilationsorgane der Asparageen als wirkliche Achsen, also als wahre Phyllokladien ansieht, so können wir nicht begreifen, wie er zur Beurteilung dieser Organe Kriterien benützen kann, welche nur bei Blättern angewendet werden können. Unserer Meinung nach dürfte Hr. Zweigelt, wenn er die Phyllokladien als wirkliche abgeflachte Achsen ansieht, die Seiten der Phyllokladien nur danach beurteilen, wie dieselben vermöge ihrer Lage mit Rücksicht auf die Achse, an der sie aufgewachsen sind, orientiert sind.

Schon dieser Umstand allein charakterisiert es deutlich, zu welchen Konfusionen anatomische Voraussetzungen führen. Die Achse und das Blatt, also zwei Grundorgane von vollständig verschiedener morphologischer Bedeutung, kann man nicht nach denselben Kriterien beurteilen, also auch nach anatomischen nicht, weil dies die größten Verwirrungen zur Folge haben kann. Das, was anatomisch von der Achse gilt, kann nicht auch vom Blatte Geltung haben, weil dann aller Unterschied entfällt. Wenn die Anatomie zwei Organe auf Grund anatomischer Kennzeichen differenzieren will, dann müssen wir annehmen, daß diese Merkmale verschieden sind. Wenn dies aber nicht der Fall ist und wenn wir die Kriterien des einen Organs auch für anderswertige Organe benützen können, dann folgt ganz logisch aus dem anatomischen Standpunkte, daß die betreffenden Organe vollkommen übereinstimmen. Diese logische Folgerung ist wohl jedermann einleuchtend.

Auch Herr Zweigelt hat sich dem Zwange dieser logischen Notwendigkeit nicht zu verschließen vermocht. Er behauptet nämlich, daß die Applikation der Blattkennzeichen der Seiten auf die Phyllokladien Bedenken erregt, aber mit einem sonderbaren logischen Sprung sagt er noch in dem nämlichen Satze „. . . . jedoch verfügen wir auch bei den Phyllokladien über kein anderes Erkennungsmittel“!

Die Vergleichung der Phyllokladien mit den Blättern der *Aspidistra* und die daran geknüpfte Auslegung scheint uns für Zweigelts Theorie verfehlt zu sein. Herr Dr. Zweigelt sagt nämlich in dieser Beziehung (S. 317): „Bei Blättern wie *Apidistra*, die einen runden Stiel besitzen, dürfen wir zunächst von einer morphologischen Oberseite überhaupt nicht sprechen. Im anatomischen Bau ist die Stelle, an der sich die morphologische Oberseite mit der Entfaltung, d. h. mit dem Auseinanderlegen der beiden Blattspreitenhälften ausbildet, bereits durch die Anordnung der Gefäßbündel und das Auftreten eines Stranges mechanischer Zellen gekennzeichnet.“

Weiterhin behauptet Zweigelt, daß erst auf der flachen Spreite die Oberseite deutlich erkannt zu werden vermag. Nach Zweigelt liegen die Dinge wesentlich anders bei den Phyllokladien. „Jedes Phyllokladium unserer Pflanzen stellt im Augenblicke der Abzweigung vom Stengel, dem es angehört, einen Cylinder von elliptischem Querschnitte dar. Mit Rücksicht darauf, daß in dem Basalteile, den Daněk für *Semele* und *Danae* als echtes Kaulom betrachtet, alle Gefäßbündel das Leptom nach außen kehren und sich mit ihren Symmetrieebenen annähernd senkrecht zu den Tangentialebenen stellen, die wir uns in der Schnittlinie der Symmetrieebene mit der Epidermis denken müssen, haben wir zunächst gar kein Recht, von Ober- und Unterseite zu sprechen. Das Organ verhält sich absolut so wie ein Stengel. Erst Hand in Hand mit der Verbreiterung des Zylinders und dem Austreten einzelner Gefäßbündel aus dem Zylinderverbande bei bestimmter Orientierung haben wir ein Recht, jene Seite der Außenfläche, der die Bündel die Holzelemente zukehren, als Oberseite anzusprechen. Diese Umbildungen gehen jedoch nicht plötzlich vor sich. So muß betont werden, daß die den gemeinsamen Zylinder zunächst verlassenden Bündel dem Phyllokladiumrande zugewendet sind und daß diese Schrägstellung immer schwächer bemerkbar wird, je näher die Bündel dem Mittelnerv zu liegen kommen. Bündel, welche durch ihre Lage den einheitlichen Blatt-Typus stören, werden früher oder später unterdrückt. Diese Entwicklungsweise läßt klar erkennen, daß die morphologische Oberseite nicht ein a priori gegebener Begriff ist und daß derselbe nicht dem vollkommen entspricht, den wir von den Blättern her kennen, gleichwohl muß auch hier die schließliche Orientierung der Gefäßbündel zur Fixierung einer morphologischen Oberseite verwendet werden." Wir führen diesen Passus der Arbeit Zweigelts deshalb wörtlich an, damit es klar werde, wie oberflächlich und unlogisch die Ausführungen dieses Autors sind. Wenn wir unsere Phyllokladien schon mit den Blättern der *Aspidistra* vergleichen wollen, so müssen wir zugeben, daß sich diese Organe in ihrer anatomischen Zusammensetzung nicht wesentlich verschieden verhalten. Schon aus der eigenen Auslegung Zweigelts ist ersichtlich, daß weder bei der einen noch bei der anderen die Rede von einer Differenzierung der Seiten an der Basis sein kann. Der Blattstiel der *Aspidistra* verhält sich in seinem Basalteile gerade so, wie der untere Teil der Phyllokladien. In beiden Fällen haben wir es im Durchschnitte mit anatomischen Achsencharakteren (!) zu tun, weil die Gefäßbündel mit ihren Xylemen zur Achse des ganzen Gebildes orientiert sind. Wenn wir in unserer Vergleichung weitergehen, so sehen wir, daß der Übergang des Blattstiels in die flache Spreite beim Blatte der *Aspidistra* durchaus nicht plötzlich erfolgt. Die Gefäßbündel breiten sich schon im Blattstiele allmählich aus, um dann in der Spreitenfläche zu vollständiger Ausbreitung zu gelangen. De facto geht hier im Prinzip dasselbe vor sich, wie bei den Phyllokladien und dennoch behauptet Zweigelt, „daß es sich wesentlich anders verhält". Wir müssen auch erwägen, daß die ganze Form der Phyllokladien schon von selbst eine einigermaßen andere Ausgestaltung der Gefäßbündel diktiert und daß deshalb einige untergeordnete Details hier nicht den Ausschlag geben können.

Wenn Herr Zweigelt sich darauf beruft, daß in der anatomischen Zusammensetzung des Blattstiels der *Aspidistra* angedeutet ist, wo später (resp. weiter oben) die morphologische Oberseite sein wird, so sagen wir darauf nur soviel, daß es sehr viele Blätter gibt, in deren Blattstiele die Gefäßbündel ganz konzentrisch angeordnet sind und nicht im geringsten geahnt werden kann, wo sich die Seiten der Spreite befinden werden. Und dennoch breiten sich diese Gefäßbündel dann in die flache Blattspreite aus. In dieser Beziehung verweisen wir auf die Arbeit De Candolles[1]). Auch Celakovský hat in seiner Abhandlung über die monofacialen Blätter[2]) sich mit diesem Thema befaßt und einige überaus interessante Fälle angeführt. Wir machen beispielsweise auf das Blatt von *Anthurium Scherzerianum* aufmerksam, in dessen Blattstiel die Gefäßbündel durchwegs zur Achse orientiert sind. Ihr ganzer Komplex ist in eine zylindrische Scheide von sklerenchymatischem Gewebe eingeschlossen, worin die peripherischen Gefäßbündel enthalten sind. Haben wir da nicht absolut dasselbe, was wir auch in dem basalen Teile der Phyllokladien vorfinden? Und dennoch wird hoffentlich niemand (auch Herr Zweigelt nicht) daran zweifeln, daß der Blattstiel des Blattes von Phyllomursprung ist, obgleich die Anatomie für die Achsenbedeutung ebenso spricht wie bei den Ruscus-Phyllocladien.

Damit uns aber nicht ausgestellt werden könne (was bei der Art und Weise der Beweisführungen des Herrn Zweigelt nicht ausgeschlossen ist), daß die Basis des Phyllokladiums abgeplattet ist, während der Blattstiel des obenerwähnten *Anthuriums* eine runde Form hat, so verweisen wir auf die Phyllodien einiger Acacien. Čelakovský (l. c.) hat die Phyllodien der *Acacia heterophylla* einer anatomischen Beobachtung unterzogen und darüber in Kürze folgendes gesagt: Auf dem Durchschnitt der Basis des Phyllokladiums erblickt man einen geschlossenen Zylinder von Gefäßbündeln, welcher eine sehr große Ähnlichkeit mit den Zylindern der Gefäßbündel in vierjährigen Achsen hat. Höher hinauf, oberhalb der Basis, wo das Phyllodium sich bereits in eine bilaterale unechte Spreite verbreitet hat, tritt der Gefäßzylinder in zwei einander gegenüber orientierte Gefäßbündelreihen auseinander. Eine Ausnahme bildet auf der von Čelakovský beigegebenen Abbildung nur das auf einer Seite des Phyllodiums befindliche Bündel, welches isoliert, aber mit seinem Xylem zu der Achse des Gebildes hin orientiert ist. Hier haben wir also wieder einen ähnlichen Zylinder von Gefäßbündeln wie bei unseren Phyllokladien, welche gerade so abgeplattet ist wie bei ihnen.

---

[1]) Anatomie comparée des feuilles chez quelques familles de Dicotylédones.

[2]) O listech monofaciálních. (Rozpravy české akademie. V Praze 1903.)

Und doch kann es niemand einfallen, an dem Phyllomursprunge der Phyllodien zu zweifeln!

Befassen wir uns nun mit der flachen Spreite. In beiden Fällen, sowohl beim Blatte der *Aspidistra* als auch beim Phyllokladium (wenigstens in der oberen Partie, wie in den oben zitierten Worten Zweigelts gelesen werden kann) sind die Gefäßbündel in der Fläche ausgebreitet, sie verhalten sich also in gleicher Weise. Wir haben also auch keine anatomischen Gründe, die Spreite der *Aspidistra* als ein Phyllom und die Spreite des Phyllokladiums in seiner oberen Partie als ein Kaulom anzusehen. Wenn aber Herr Dr. Zweigelt einen Unterschied in der Art und Weise sieht, wie die Gefäßbündel, welche vorerst zylindrisch konzentriert waren, sich in eine Spreitenfläche verbreitern, so scheint uns dies sehr bedenklich zu sein. Wie wir später im detailierten anatomischen Teil dieses Aufsatzes noch nachweisen werden, liegt gar nichts daran, ob sich der Zentralzylinder unmittelbar in eine Fläche ausbreitet oder ob er sich zuvor noch in einige kleinere Zylinder verteilt. Beide Fälle sind bloß Modifikationen des Modus, wie die im Zylinder zusammengeführten Gefäße in flach ausgebreitete übergehen.

Damit also entfällt die Bedeutung der Behauptung Zweigelts, „daß die Dinge bei den Phyllokladien wesentlich anders liegen als bei dem Blatte von *Aspidistra.*“

Hier sehen wir am besten, wohin man mit der Anatomie gerät. Wir haben klar bewiesen, und dies nur auf Grundlage der eigenen Beobachtungen Zweigelts, daß das Phyllokladium, also eine Achse, sich anatomisch absolut in gar nichts von einem wirklichen Blatte unterscheidet. Schon dadurch allein wird das Vertrauen in die Stichhaltigkeit der Ausführungen des Herrn Zweigelt gewaltig erschüttert.

Doch kehren wir wieder zu der Frage der morphologischen Seiten der Phyllokladien zurück. An dieser Stelle müssen wir den Behauptungen des Herrn Dr. Zweigelt gegenüber feststellen, daß, wenn wir die Ruscus-Phyllokladien als wahre Achsen, also als morphologisch homogene Gebilde ansehen, wir durchaus nicht berechtigt sind, zur Bestimmung ihrer morphologischen Seite uns solcher Kriterien zu bedienen, welche nur bei Blättern Anwendung finden können. Wenn wir die Phyllokladien als ein Ganzes betrachten, welches sich mit Rücksicht auf die Achse, an der es aufgewachsen ist, ganz selbstverständlich verhält, so müssen wir als Oberseite des ganzen Organs diejenige ansehen, welche aufwärts, also der Mutterachse zugewendet ist und umgekehrt. Wenn Herr Zweigelt dieser Sache größere Aufmerksamkeit und Sorgfalt gewidmet hätte, so wäre er unzweifelhaft auch zu demselben Resultat gelangt wie wir. Dann wären auch die Ausstellungen entfallen, welche er Engler macht.

Nach unserer Auslegung der Ruscus-Phyllokladien können wir die morphologischen Seiten dieser Organe nicht nach der Orientierung zur Achse, an der sie heranwachsen, beurteilen. Diese Phyllokladien sind in allen Fällen Axillarästchen, welche entweder ganz deutlich (bei *Danaë*) oder vollkommen ohne eine Spur von Zusammenwachsung (*Ruscus, Semele*) mit den Assimilations- oder Stützblättern zusammengeflossen sind. Dieser Auslegung zufolge liegt gar nichts an der Orientierung der Phyllokladien in bezug auf die Achse. Die Phyllokladien als seitliche, axilläre und ganz selbständige Organe verhalten sich auch ganz selbständig. Deshalb liegt z. B. bei *Danaë* gar nichts daran, ob das Xylem der Gefäßbündel in der flachen Spreite der Achse, an der das Phyllokladium wächst, zugekehrt ist oder nicht. Das ganze Phyllokladium ist ein reduziertes Seitenästchen, welches bloß ein einziges Blatt trägt. Wenn dieses Blatt das erste an dem Ästchen ist, welches sich nur Gestalt eines Achsengliedes an der Basis des ganzen Gebildes erhalten hat, so ist es ein adossiertes und demnach sein Xylem von der Hauptachse abwendendes Blatt. Wenn an der Bildung des Phyllokladiums ein anderes als das erste Blatt beteiligt ist, so erhalten wir dann ganz logisch den Modus, wie er bei der Gattung *Semele* konstant geworden ist.

Einigermaßen anders verhält sich die Sache bei *Ruscus*. In diesem Falle haben wir ein Schulbeispiel dafür, wie die anatomischen Merkmale durch den Einfluß äußerer Umstände solchen Veränderungen unterliegen können, daß deren Anwendung zu den größten Konfusionen führen muß. Bei allen Arten der Gattung *Ruscus* können wir eine gewisse Konstanz in der Lage der Phyllokladien zur Hauptachse beobachten. Es ist nämlich immer die dunkler grüne, physiologisch der Oberseite normaler Blätter entsprechende Seite der Achse zugekehrt. Dementgegen wenden die den bilateralen Bau des Organs manifestierenden Gefäßbündel ihre Xyleme von der Achse ab. Unserer Auslegung zufolge ist die flache Spreite des Phyllokladiums aus einer flügelförmig verbreiterten Achse und einem Phyllom gebildet, welches sich in ihre Fortsetzung gestellt hat und mit den Flügeln vollkommen zusammengeflossen ist. Bei den sterilen Phyllokladien ist an dieser Seite nichts besonderes. Wir haben da einfach denselben Fall wie bei der Gattung *Danaë*. Mit der flügelig verbreiterten Achse ist das erste adossierte Blatt des ganzen Axillarästchens zusammengeflossen und damit dessen Wachstum beendet. Wir können durchaus nicht daran zweifeln, daß sich bei den blütentragenden Phyllokladien die Achse ursprünglich gerade so verhalten hat. Einige von den beiden Stützbrakteen u. zw. die erste adossierte ist mit den Achsenflügeln zusammengeflossen. Die gegenständige Braktee hat ihre Selbständigkeit bewahrt und unterstützt als seitliches Organ den gleichfalls auf die Seite gedrückten Blütenstand. Diesen Fall sehen wir bei *Ruscus Hypophyllum*, wo die Gefäßbündel der beiden homologen Gebilde, nämlich des „Phyllokladiums“, als auch die stützenden Brakteen mit ihren Xylemen gegeneinander orientiert sind. Auch bei *Ruscus Hypoglossum* sind die Phyllokladien mit derart orientierten Gefäßbündeln keine Seltenheit. An solchen Exemplaren dieser Gattung, welche in großer Menge im botanischen Garten der Prager Universität vorhanden sind, habe ich eine große Mehrheit von solchen Stengeln gefunden, an denen wenigstens einige Phyllokladien (namentlich an den unteren Partien) Blütenstände mit einer Stützbraktee an der Unterseite haben. Es wundert uns, daß eine so gewöhnliche und in der Literatur schon häufig erwähnte Erscheinung von Herrn Dr. Zweigelt ganz unbeachtet geblieben ist.

Wenn wir solche Phyllokladien von *Ruscus Hypoglossum,* an denen sich der Blütenstand auf der Unterseite befindet, anatomisch untersuchen, so finden wir dasselbe wie bei *Ruscus Hypophyllum.* Die Xyleme der Gefäßbündel sind einander gegenüber orientiert. Seltener ist der Fall bei *Ruscus aculeatus.* Dieser wichtige Umstand ist Herrn Zweigelt vollkommen entgangen. Er akzentuiert lediglich die parallele Orientierung der Gefäßbündel in der Braktee und in der oberen Partie der Phyllokladien und führt diesen Umstand als einen der Hauptgründe für die Unhaltbarkeit unserer Auslegung an.

Auf Grund dessen, was wir angeführt haben, können wir aber auch diese Behauptung mit der teilweisen Achsen- und teilweisen Phyllombedeutung der Phyllokladien in Einklang bringen. Die Pflanze hat sich in der Orientierung der „Spreite" des Phyllokladiums etabliert, wie sie sich uns heute zeigt, und an welcher sie konstant festhält. Etwas ähnliches haben wir auch bei *Danaë,* wo die Orientierung zur Hauptachse ebenfalls vollkommen konstant ist und zwar in demselben Sinne, wie bei der Gattung *Ruscus.* Es wäre auch wahrlich eine sehr kuriose und mit dem scharfsinnigen Walten der Natur ganz unvereinbarliche Erscheinung, wenn an einer und derselben Pflanze ganz übereinstimmende Organe von identischer (in diesem Falle assimilierender) Funktion sich in ihrer Zusammensetzung verschieden verhalten würden. Schon auf den ersten Blick gelangen wir zu der Überzeugung, daß die Assimilationsfunktionen, die Gestalt, Lage etc. bei den sterilen Phyllokladien mit diesen Verhältnissen an den blütentragenden vollkommen übereinkommen. Und wenn wir uns vor Augen halten, daß die anatomische Struktur hauptsächlich von der Funktion des Organs abhängt, so können uns die von Herrn Zweigelt gegen unsere Auslegung ins Treffen geführten Gründe gar nicht in Verlegenheit setzen.

Wir haben also sichergestellt, daß das Phyllokladium der Gattung *Ruscus* als Ganzes konstant eine bestimmte Orientierung der Gefäßbündel zur Hauptachse einnimmt und daß dies sowohl bei den sterilen als auch bei den blütentragenden Phyllokladien der Fall ist. Bei den blütentragenden Phyllokladien kann sodann mit den Achsenflügeln entweder die adossierte oder gegenständige Braktee zusammenfließen. Wenn die adossierte Braktee zusammenfließt, so erhält sich die ursprüngliche Orientierung der Gefäßbündel: die Xyleme sind einander zugekehrt. Im zweiten Falle adaptieren sich aber die Gefäßbündel durch ihre Lage den Gefäßbündeln in den Achsenflügeln, welche die Tendenz haben, ihre Xyleme von der Achse abzuwenden, und das Ergebnis ist dann eine parallele Orientierung.

Dieser Vorgang und die aus demselben folgende Anordnung der anatomischen Elemente scheint uns viel natürlicher zu sein, als daß in einem Organe, welches aus verschiedenen morphologischen Einheiten in ein homogenes Ganzes zusammengeflossen ist, ein Teil diese und ein anderer Teil die ganz entgegengesetzte Orientierung der Gefäßbündel haben sollte.

Die parallele Orientierung der Gefäßbündel in der Spreite der Phyllokladien und in der Stützbraktee der Inflorescenz ist also eine sekundäre Erscheinung, welche auf Grund des Verhaltens des ganzen Gebildes als ein Ganzes erklärlich erscheint.

Ein Beleg für unsere Behauptung ist der Umstand, daß in der Pflanzenwelt gar nicht selten eine Vertauschung der sei es biologischen oder anatomischen Seiten der Blätter eintritt. Wenn die Seite, welche assimilieren sollte, in den Schatten fällt und wenn es ihr dadurch unmöglich gemacht wird, die ihr regelmäßig zugewiesenen Lebensfunktionen zu verrichten, so wird sie sofort von der anderen Seite vertreten. Von der großen Menge von Fällen, wo eine solche Vertauschung der physiologischen Seiten eintritt, möge die gemeine *Melica nutans* angeführt sein; auch einige Typen der Familie der Thymeleaceen können wir da als Beispiele anführen. In diesen Fällen übernimmt die eine Seite die Funktionen der andern, und natürlicherweise ist sie dem dann auch angepaßt. In anderen Fällen wieder erfolgt der Tausch der morphologischen Seiten durch die Drehung des Blattstiels, so daß die ursprünglich untere Seite durch Drehung um 180° hinaufgelangt. Wenn die Pflanze also im Notfalle sich auf die eine oder andere Weise zu helfen vermag, so können wir nichts widersinniges in der oben gegebenen Auslegung finden. Der Pflanzenkörper ist ein so plastischer Organismus, daß er sich in der mannigfachsten Weise auszuhelfen vermag, um ein gewisses Ziel zu erreichen. Es ist dies ein neuerlicher Beleg dafür, daß die verschiedenen anatomischen Adaptationen für die Morphologie bedeutungslos sind und daß man sie als sekundäre Erscheinungen erklären kann. Wir glauben, daß das Gesagte zur Aufklärung der Frage der morphologischen Phyllokladienseiten genügt.

B. Die Nervatur der Phyllokladien.

In unserer bereits veröffentlichten Abhandlung haben wir zuerst auf die interessante Nervatur der Phyllokladien aufmerksam gemacht und dieselbe mit der Auslegung von dem teilweisen Achsen- und teilweisen Phyllomursprung dieser Organe in Einklang gebracht. Dies gibt auch Herr Dr. Zweigelt zu; er läßt sich aber durchaus nicht überzeugen. Dies geht aus seinen eigenen Worten hervor, denn er sagt: Die von Daněk mitgeteilten eigentümlichen Verhältnisse des Nervenverlaufes sind gewiß sehr interessant und scheinen für die Blattnatur zu sprechen.“ Es ist überhaupt charakteristisch, daß alle für unsere Ansichten sprechenden, von uns angeführten wichtigen Beweisgründe Herrn Zweigelt sehr interessant vorkommen, daß er denselben aber für die

Richtigkeit unserer Behauptungen nur eine scheinbare Bedeutung beimißt. Das hier angeführte Beispiel ist in der Arbeit des genannten Autors durchaus nicht vereinzelt.

Bernátsky hat in seinem „Ruscus-Phyllokladium“ als sehr wichtiges Beweismoment für die Achsenauslegung dieses Organs das eigentümliche Verhalten der Gefäßbündel in der Spitze angeführt. Wir haben jedoch darauf hingewiesen, daß dieser Fall nicht für die Theorie vom Achsenursprung, sondern für das Gegenteil spricht; da die Spitzen beider Organe, nämlich die obersten Teile der Phyllokladien und der Stützbraktee, sich in ganz gleicher Weise verhalten. In beiden Fällen nämlich fließen die Nerven in den Spitzen zusammen, was wir ganz besonders schön schon durch bloße äußere Besichtigung an Arten mit großen Brakteen beobachten können. Auch Zweigelt tritt dagegen auf, daß dieser Umstand als ein Beweis für die Achsentheorie der Phyllokladien angeführt werde. Weil diese Erscheinung aber zu unseren Gunsten spricht, so äußert sich Herr Zweigelt darüber in folgender Weise: „Diese Beobachtung scheint mir, wie gesagt, von geringerer Bedeutung, denn abgesehen davon, daß sich diese Verhältnisse nur bei *Ruscus Hypoglossum* genauer studieren lassen, während *Ruscus aculeatus* infolge der Dornenbildung in der Phyllokladiumspitze und *Ruscus Hypophyllum* infolge einer eigentümlichen Veränderung der Elemente der Gefäßbündel in den Hochblättern einen direkten Vergleich zwischen Phyllokladiumspitze und Hochblatt erschwert, habe ich z. B. bei *Sanseviera*, welche Pflanze unbestritten Blätter trägt, sehr schön sehen können, daß die Gefäßbündel in der Blattspitze zu einem Kreise zusammentreten und daß, da alle Bündel ihr Leptom nach außen kehren, die Oberseite des Blattes schließlich vollkommen verschwindet.“

Das Zusammenfließen der Gefäßbündel in den Spitzen der bifazialen Blattspreite ist schließlich keine Seltenheit, und außer der *Sanseviera* können wir in der Pflanzenwelt eine Masse derartiger Belege finden. Diesfalls verweisen wir abermals auf die Arbeit Čelakovskýs über die monofazialen Blätter (l. c.), wo eine ganze Reihe solcher Belege angeführt und durch Zeichnungen anatomischer Durchschnitte veranschaulicht sind. Für uns ist also diese Sache nicht wie für Herrn Zweigelt „von geringerer Bedeutung“; im Gegenteil legen wir Gewicht auf dieselbe, weil sie auf die Übereinstimmung der anatomischen Zusammensetzung des oberen Teiles des Phyllokladiums und der wirklichen Blätter hinweist.

Auf Seite 320 seiner Abhandlung bezeichnet Zweigelt unsere Auslegung des sterilen Phyllokladiums der Gattung *Ruscus* als ganz unverständlich und unwahrscheinlich. Namentlich unbefriedigt ist Herr Zweigelt von unserer Erklärung des unteren Teiles und der Flügelbildung, worüber der genannte Autor sich folgendermaßen ausspricht: „Wenn ein terminales Blatt einen Brachyblast abschließt, dann sollte man doch meinen, daß damit das Wachstum des Kauloms abgeschlossen ist.“ Dieser Satz beruht auf einem Mißverständnis. Wir sagen ja nicht, daß das verkürzte Ästchen in seinem Wachstum fortschreitet. Es ist ein wirklicher Brachyblast, also eine Achse von beschränktem Wachstum. Allerdings ist aber dieses Wachstum, nur was die Länge betrifft, beschränkt. Die Sache erfährt jedoch gar keine Änderung dadurch, daß an der Seite Flügel wachsen. Ist ja doch das Geflügeltwerden der Achsen, welches gewöhnlich mit dem Herablaufen der Blätter im Zusammenhange zu stehen pflegt, eine ganz gewöhnliche Erscheinung, welche mit dem Längenwachstum gar nichts zu tun hat.

Was Herrn Zweigelts Behauptung anbelangt, daß aus den das Organ durchlaufenden Nerven nicht auf die Gefäßbündel geschlossen werden kann, so halten wir es für überflüssig, darüber noch viel Worte zu verlieren. Wir beharren bei unserer Ansicht, daß die Nerven des Phyllokladiums, welche sich in gleicher Weise verhalten, auch eine gleiche innere Zusammensetzung haben. Zweigelt widerspricht sich in diesem Falle selbst, was aus seinen eigenen Worten hervorgeht: „Auch diese makroskopischen Angaben über die Stärke der einzelnen Nerven sagen über ihre Natur nichts aus. Es ist ja doch der äußere Anblick nicht in unmittelbarem Zusammenhange damit, ob ein Nerv ein- oder mehrbündelig ist und wie die Bündel in ihm gruppiert sind; sehr häufig und in der Mehrzahl der Fälle ist seine Stärke lediglich durch die Zahl der Gefäßelemente bedingt."

Wenn Herr Zweigelt hier das, was er im ersten Satze behauptet („daß die makroskopischen Angaben nichts aussagen"), durch das, was er im gleich darauf folgenden Satze sagt („der äußere Anblick sei lediglich durch die Zahl der Gefäßelemente bedingt"), selbst sozusagen in einem Atem widerlegt, so wird sich wohl schwerlich jemand finden, dem eine solche sonderbare Beweisführung zu befriedigen und zu überzeugen vermöchte.

Wir haben auf Grund des makroskopischen Befundes an der oberen Partie des Phyllokladiums behauptet, daß der Mittelnerv, was dessen Stärke anbelangt, fast vollkommen den beiden Seitennerven entspricht, die von der Stelle aus, wo die Stützbraktee sich hinsetzt, getrennt auslaufen. Aber Herr Dr. Zweigelt bekämpft zuerst nach seiner Logik unsere Behauptung von der Gleichheit der Nerven, um gleich darauf in den nächsten Zeilen auf Grund der Anatomie zuzugeben, daß die Nerven, was seine innere Zusammensetzung anbelangt, bis in die kleinsten Details übereinstimmen.

Gleich unbedacht ist das allgemeine Resultat, zu dem Herr Zweigelt gelangt ist und dem er in den nachstehenden Worten Ausdruck gibt: „Denn wäre der äußere Anblick für die Beschaffenheit der Gefäßbündel hinsichtlich der Zahl und Orientierung maßgebend, dann müßten die Morphologen konsequenter Weise den sukkulenten Blättern, denen äußerlich keine Nerven angesehen werden können, auch den Besitz von Gefäßbündeln absprechen."

Die Herren Anatomen werden schließlich doch nicht etwa behaupten wollen, daß wir nicht einmal mehr makroskopisch den

Verlauf der im Innern verschlossenen Gefäßbündel nach den Nerven der Blätter zu unterscheiden imstande sind?

Mit dem an den Haaren herbeigezogenen Sukkulentenbeispiel gedenken wir uns nicht zu befassen, weil seine Bedeutungslosigkeit gar zu grell ist.

Welche Bedeutung die innere Zusammensetzung der Nerven für unsere Phyllokladien hat, werden wir weiter unten in dem anatomischen Teile dieser Arbeit zeigen.

Zweigelt erklärt unsere auf die Natur des Phyllokladiums von *Ruscus aculeatus* sich beziehenden Behauptungen als unrichtig. Wir haben an diesen Phyllokladien in der Mehrzahl der Fälle in dem unteren Drittel einen kurzen Nerv gefunden, welcher plötzlich endigt und so die letzten Spuren der Selbständigkeit des basalen Brachyblasts andeutet.

In einem Falle haben wir bei *Ruscus Hypoglossum* etwas ähnliches gefunden und diesen Fall in der Figur 9 unserer in diesen Blättern schon veröffentlichten Abhandlung über dasselbe Thema abgebildet. Hier trat noch der Umstand hinzu, daß der starke Basalnerv sich in eine Anzahl schwächerer Nerven zerteilte. Zweigelt behauptet, daß bei *R. aculeatus* sich die Sache nicht so verhält, „daß 1) dieser Nerv gar nicht aufhört, sondern allmählich schwächer werdend in seine eigene Fortsetzung übergeht, und 2) daß wir bei diesen sterilen Phyllokladien doch daran festhalten müssen, daß sie im wesentlichen nichts anderes sind als die blütentragenden.

Hierzu bemerken wir folgendes:

ad 1). An den sterilen Phyllokladien ist in der Mehrzahl der Fälle an der Oberseite ein kurzer Nerv bemerkbar, welcher bald endigt und uns den Rest der Rippen des ursprünglichen Brachyblasts vorstellt, welche an den Achsen dieser Gattung durchweg deutlich erkennbar sind. Auf der anderen, der Unterseite, bemerken wir dem entgegen einen Nerv, welcher in gleichbleibender Stärke bis in die Spitze des Phyllokladiums verläuft.

ad 2). Dieser Grund ist bedeutungslos, weil auch nach unserer Auslegung die sterilen Phyllokladien nichts anderes sind als die blütentragenden, nämlich ein Konglomerat der Teile von Phyllommit den Teilen von Achsenursprung.

Zweigelts Hinweis auf die Unmöglichkeit der Vergleichung mit den stengelständigen Stützbrakteen beweist am besten, zu welchen Konfusionen die Anatomie hier führt. Am Ende wird Herr Zweigelt gar noch beweisen wollen, daß die Stützbrakteen überhaupt keine Phyllome sind, weil sie eine reduzierte Struktur aufweisen. Morphologisch haben wir es fortwährend nur mit Blättern zu tun, dieselben mögen anatomisch (insbesondere was den Spaltöffnungsapparat anbelangt) noch so sehr reduziert sein.

Nach Zweigelt aber „sind die Spaltöffnungen, auf deren Reduktionserscheinungen schon Porsch hingewiesen hat, größtenteils außer Funktion gesetzt und verbieten, ebenso wie die übrigen Gewebesysteme, einen Vergleich mit dem Blatte.“ An diesem Beispiele allein ist klar ersichtlich, daß die Anatomie bei der Beurteilung morphologischer Werte durchaus unzuverlässig ist. Wir verweisen in dieser Beziehung noch darauf, daß es sich uns nicht um die Vergleichung der anatomischen Beschaffenheit von Organen, sondern um die Vergleichung der Gestalt und der äußeren makroskopischen Merkmale gehandelt hat.

Wir treten nunmehr an die Phyllokladien der Gattung *Danaë* heran. Zweigelt behauptet in dieser Beziehung bezüglich unserer Beobachtungen etwas, was sich mit den Tatsachen gar nicht deckt. Wir zitieren diesfalls seine eigenen Worte: „Daněk sucht (p. 370) aus rein morphologischen Momenten eine Übereinstimmung zwischen den grundständigen Laubblättern von *Danaë* mit den stengelständigen Phyllokladien derselben Pflanze abzuleiten, seine Argumentationen sind jedoch auf die Untersuchung eines einzigen abnormalen Phyllokladiums gegründet." Wir können nicht anders, als diese ganze Behauptung als eine absichtliche Verdrehung dessen, was wir gesagt haben, zu erklären, wovon sich jeder, der den Inhalt des betreffenden Absatzes unserer Arbeit einer unvoreingenommenen Beurteilung unterziehen will, leicht überzeugen kann. Zweigelt sagt, unsere Beobachtung sei bloß auf die Beobachtung eines einzigen Phyllokladiums basiert, während wir tatsächlich eine große Anzahl solcher Phyllokladien der Beobachtung untergezogen haben. Wir schreiben nämlich (S. 371) wörtlich folgendes: „Auf einem Exemplar von *Danaë racemosa* aus dem botanischen Garten der böhmischen Universität fand ich allgemein Phyllokladien, auf denen schon im frischen Zustande ein starker Mittelnerv und zwei deutliche Seitennerven auftraten." Daraus ist doch deutlich zu ersehen, daß von einem einzigen Phyllokladium bei dieser Beobachtung keine Rede sein kann. Dies tritt noch mehr hervor, wenn berücksichtigt wird, daß das betreffende Exemplar von *Danaë racemosa*, um welches es sich da handelt, sehr stattlich ist und die Anzahl der daran befindlichen Phyllokladien in viele Hunderte geht! Das mag zur Richtigstellung der unbegründeten Behauptung Zweigelts dienen!

In höchst sonderbarer und gänzlich inkonsequenter Weise hat Zweigelt die Unterscheidungsmerkmale der Phyllokladien bei *Danaë* und ihrer konvallarienartigen grundständigen Blätter aus der Arbeit Szafers übernommen. Es nimmt uns dies desto mehr wunder, weil Zweigelt allerorts die Geltung morphologischer Kennzeichen verwirft und darauf besteht, daß nur die Anatomie allein ein entscheidendes Wort zu sprechen habe. Nach Szafer und Zweigelt „sind die scharfe Gliederung der grundständigen Laubblätter in Blattstiel und Blattspreite die scheidige Ansatzstelle des Stieles, die dütenförmige Zusammenrollung der Laubblätter in der Jugend so typische Merkmale von Blättern, daß ihr Fehlen an den Phyllokladien von vornherein eine Homologisierung dieser mit grundständigen Laubblättern, mithin die Inanspruchnahme der Blattnatur für die Phyllokladien verbietet."

Wenn wir da aber näher hinsehen, so gelangen wir bald zu der Überzeugung, wie bedeutungslos diese Differenzierungsmerkmale sind. Vor allem müssen wir zugeben, daß die grundständigen

Laubblätter als atavistische, phylogenetisch ältere Organe als die Phyllokladien, eine einigermaßen andere Gestalt haben können. Auch die Stellung beider Gebilde kommt hier zur Geltung. Die konvallarienartigen Blätter sind grundständig, während sich die Phyllokladien an den Stengeln befinden. Es ist daher gar nichts auffallendes daran, daß die Spreiten der grundständigen Assimilierungsorgane von langen Blattstielen getragen werden. Als Bestätigung dieser unserer Auslegung führen wir die gemeine *Pulmonaria officinalis* an, wo die grundständigen Blätter lange Stiele haben, während die stengelständigen kurzgestielt sind. Nach Zweigelt dürften wir diese Organe nicht homologisieren. Oder führen wir ein anderes Beispiel an dem heterophyllen *Eucalyptus* an. Die Blätter der jungen Pflanzen sind hier bilateral an breiter Basis ansitzend, stengelumfassend, manchmal sogar durchgewachsen, während sie an den Ästchen der größeren, älteren Bäume isolateral, deutlich in eine Spreite und einen Stiel gegliedert sind. Und dennoch sind es in beiden Fällen Blätter, also homologe Organe.

An beiden von uns angeführten Beispielen sehen wir schön, welchen Einfluß auf die Gestalt des Blattes seine Stellung hat und daß die von Zweigelt angeführten Kriterien falsch sind.

Was die Phyllokladien der Gattung *Semele* anbelangt, so erklären wir mit aller Bestimmtheit, daß die Behauptung Zweigelts, als ob uns von der ursprünglichen Form der Blätter dieser Gattung nichts bekannt wäre, unrichtig ist und auf Unkenntnis der einschlägigen Literatur beruht. Reinke hat bei *Semele androgyna* wahre grundständige Blätter beschrieben, welche beiläufig dieselbe Gestalt haben wie die konvallarienartigen Blätter der Gattung *Danaë*. Diese Nachricht Reinkes haben wir auch in unsere bereits veröffentlichte Arbeit aufgenommen. Übrigens werden wir auf diese Sache noch an dem betreffenden Orte in dem speziell anatomischen Teil der vorliegenden Abhandlung zurückkommen.

C. **Abnormitäten.**

Bevor wir an die Würdigung und Kritik der bereits publizierten Abnormitäten herantreten, mögen hier einige interessante und sehr wichtige Fälle angeführt sein, welche wir in der jüngsten Zeit zu beobachten Gelegenheit hatten.

Als die wertvollsten betrachten wir die in Fig. 1 abgebildeten.

An einem sonst ganz normal entwickelten Ästchen von *Ruscus Hypoglossum* haben wir an dessen unterem Teile fast quirlförmig genäherte Phyllokladien gefunden, von denen das kleinste (*a*) eine ganz normale Form und Lage hatte. Die Infloreszenz, von einer Braktee gestützt, befand sich auf der Oberseite. Das zweite (*b*) Phyllokladium war ebenfalls ganz normal entwickelt, aber die Infloreszenz mit ihrer Stützbraktee befand sich auf der Unterseite. Die beiden übrigen Phyllokladien (*c*, *d*) hatten eine abnorme Entwicklung und zwar in einer ganz merkwürdigen Art und Weise, welche geradezu klassisch beweist, daß unsere Auslegung der Bedeutung der Assimilationsorgane bei der Gattung *Ruscus* richtig ist. Das in der Abbildung 1 mit *d* und in der Abbildung 2 mit *c* bezeichnete Phyllokladium trägt eine Blütenknospe in der Achsel der vergrößerten Braktee, welche transversal zur Fläche des ganzen Gebildes orientiert und mit demselben am Rücken verwachsen ist. Die gegenständige Stützbraktee ist bedeutend kleiner und nähert sich, was ihre Größe anbelangt, den Brakteen an normal entwickelten Phyllokladien. Diese sonst freistehende Braktee fließt deutlich auf einer Seite mit der unteren Partie des Phyllokladiums zusammen. Wenn die große Braktee nicht zur Fläche des Gebildes transversal orientiert wäre, so hätten wir denselben Fall, welchen wir auf Seite 377 unserer über dieses Thema bereits in diesen Blättern veröffentlichten Abhandlung beschrieben und dort (Fig. 8) abgebildet haben.

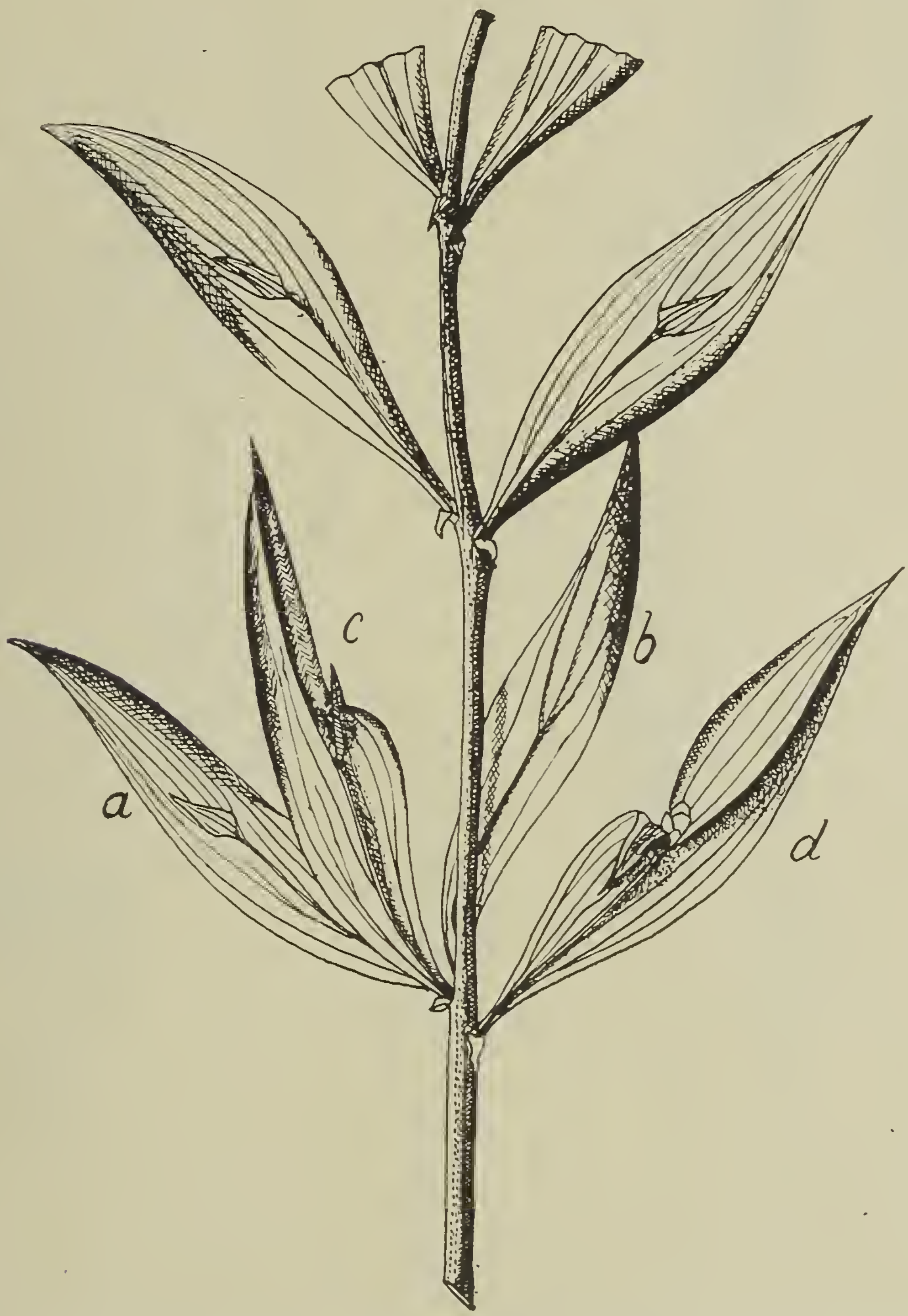


Abb. 1. Ein Ästchen von *Ruscus Hypoglossum* mit zwei abnormal entwickelten Phyllokladien (*c*, *d*).

Einen noch extremeren Fall stellt uns das abnorme Phyllokladium vor, welches auf unserer Abbildung 1 mit dem Buchstaben *c* und in der Abbildung 2 mit *a* bezeichnet ist. Hier ist nämlich auch die kleine Stützbraktee transversal zur Fläche des ganzen Organs gestellt und fließt diese Braktee mit ihrem Rücken damit zusammen.

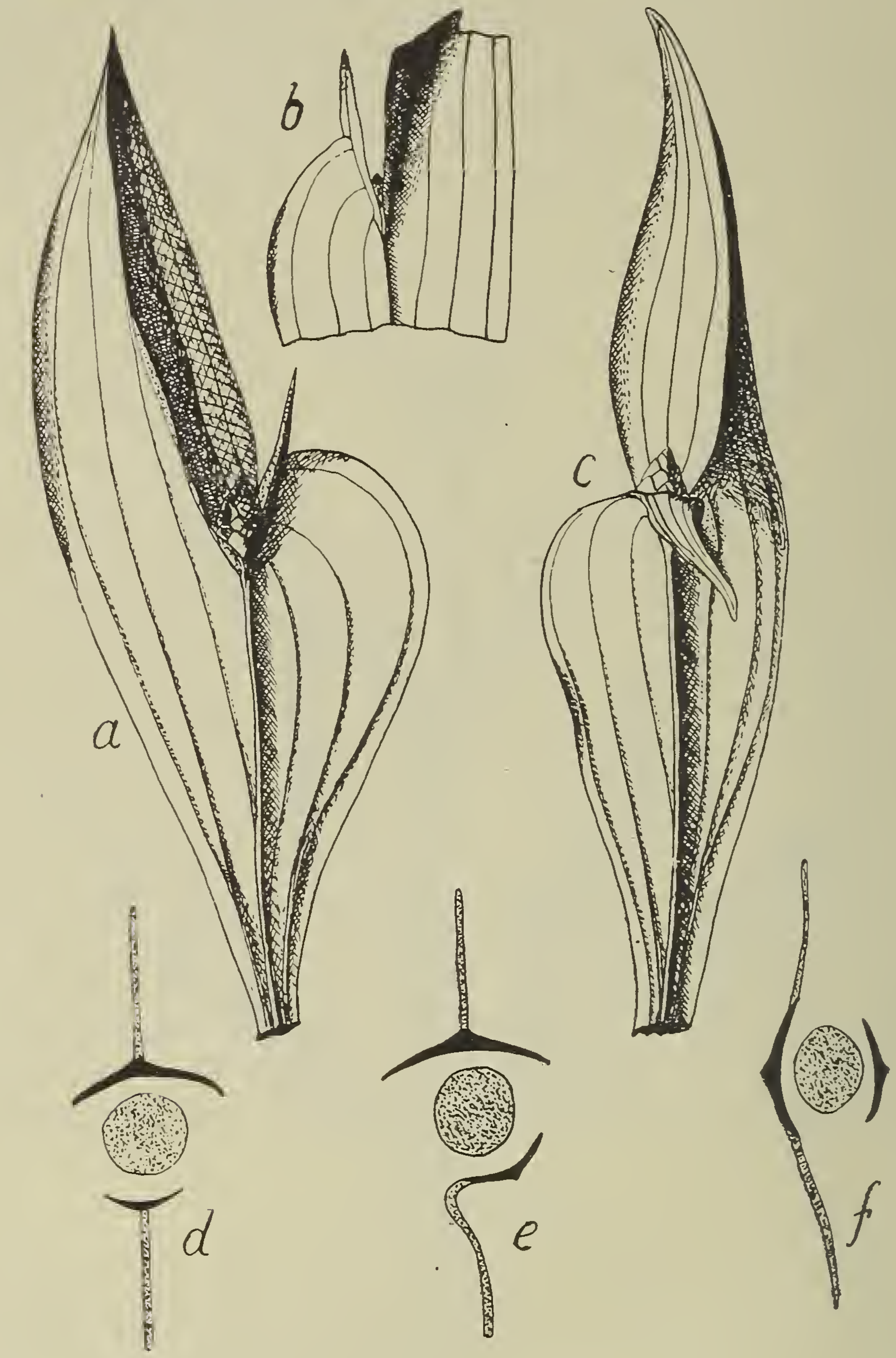


Abb. 2. Nähere Analyse der zwei abnormen Phyllokladien von *R. Hypoglossum*. *a* Das abnorme Phyllokladium, bei welchem die beiden Stützbrakteen der Infloreszenz transversal zur Fläche des ganzen Gebildes orientiert sind. Die Achsenflügel fließen mit den Stützbrakteen am Rücken derselben zusammen. *b* Ein Detail von demselben Phyllokladium von der anderen Seite. *d* Hierzu ein Diagramm. *c* Das zweite abnorme Phyllokladium. Die größte Braktee fließt am Rücken mit dem Achsenflügel zusammen, die andere an der Kante. *e* Hierzu ein Diagramm. *F* Ein Diagramm vom abnormal entwickelten Phyllokladium. Die Kaulompartien sind auf den Diagrammen durch Punktierung gekennzeichnet, die Phyllompartien sind schwarz.

Diese Sache ist so deutlich und überzeugend, daß es unseres Erachtens da gar keiner weiteren Auseinandersetzungen und Erklärungen bedarf. Die beiden gegenständigen Stützbrakteen haben sich transversal entwickelt, und die Achsenflügel flossen infolgedessen mit ihnen nicht einfach an den Kanten, sondern am Rücken zusammen, so daß sie mit ihnen eine Fläche bilden. Hier ist am besten zu sehen, was der Achse und was den Phyllomen angehört, wenn das ganze Organ so schön in seine Bestandteile zerlegt ist. Besonders charakteristisch ist der Fall des Zusammenwachsens im Rücken mit der kleinen Braktee bei dem Phyllokladium *d*. Die Braktee, um die es sich da handelt, unterscheidet sich nicht im geringsten von den Stützbrakteen an normalen Phyllokladien und kann daher niemand die Einwendung erheben, daß wir es da nicht mit einem Phyllom zu tun haben.

Die von uns eben beschriebenen Abnormitäten haben aber noch eine andere sehr wichtige Bedeutung. Sie beweisen uns nämlich sehr einleuchtend, wie wir die sogenannten dreikieligen Endphyllokladien zu verstehen haben, welche eine ganz gewöhnliche Erscheinung bei *Ruscus aculeatus* bilden. Sie bestätigen zugleich ausgezeichnet die Auslegung, welche wir in unserer bereits veröffentlichten Arbeit auf Seite 380 in der Analyse der von uns dort in Figur 12 abgebildeten Abnormitäten gegeben haben.

Hier müssen wir uns auch sehr entschieden gegen die von Herrn Zweigelt in dieser hervorgehobenen Zweifel und Ausstellungen verwahren. Der genannte Autor äußert sich nämlich über unsere Abnormitäten folgendermaßen: „Die größten Bedenken erwecken die Abnormitäten in Abbildung 12. Daněk fand ein Phyllokladium, dessen Mittelnerv auf der Unterseite einen kräftigen, auf die Achse herablaufenden Kiel trägt. Daněk sagt nun, daß sich infolge der Anwesenheit zweier gegenständiger Phyllokladien die normalen „Flügel“, welche das „terminale Blatt“ zu beiden Seiten einschließen, nicht hätten ausbilden können, welche gewissermaßen nach hinten gewandert wären und sich dort zu einem Kiel vereinigt hätten; dieser Kiel, der also ein Stengelorgan ist, sei hernach mit dem Blatt zu einem einheitlichen Organ verwachsen. Diese Auffassung müssen wir rundweg ablehnen. Wo in der ganzen Pflanzenwelt kommt es vor, daß ein Blatt einem Stengel aufgewachsen ist und warum ist nicht bloß das Phyllokladium, sondern auch das, was Daněk als Blatt anspricht, gekielt? Gehören also im Blatte einige Gefäßbündel nicht zum Blatte?“

Diesen Passus in Zweigelts Deduktion erklären wir als ganz verfehlt. Einesteils ist die Reproduktion unserer Auslegung nicht ganz genau und andernteils stehen die von Herrn Zweigelt gegen uns erhobenen „Bedenken“ auf so schwachen Füßen und sind dieselben auf einer so evident ungenügenden Orientierung des Autors in der Botanik überhaupt basiert, daß sie bei ernsten Fachmännern kein Gehör finden können. Was Herr Zweigelt als in der ganzen Pflanzenwelt nirgends vorkommend hält, ist tatsächlich keine Seltenheit. Wir weisen diesfalls nur auf den Blütenstand der Linde hin, bei welchem sehr deutlich am Stiele desselben eine Braktee angewachsen ist. Hier wird Herr Zweigelt doch nicht in Zweifel ziehen, „daß ein Blatt einem Stiele aufgewachsen ist. Wir können daher unser Erstaunen nicht verhehlen, wie ein Autor, dem selbst derartige elementare Kenntnisse abgehen, den Mut gefunden hat, andere zu kritisieren.

Die von uns oben beschriebenen abnormen Fälle zeigen nur an *Ruscus* allein, wie grundlos die Ausführungen Zweigelts sind, denn wenn jemand auch unsere Auslegung dieser Abnormitäten, was die großen Brakteen anbelangt, nicht als richtig zugeben und die Sache nur als einen Beleg dafür, „wie schier unerschöpflich die Natur mit abweichenden Entwicklungen spielt", ausgeben wollte, so muß er doch zugestehen, daß tatsächlich bei der kleinen Braktee des Phyllokladiums *d* die Verwachsung des unzweifelhaften Phyllokladiums mit dem Achsenflügel erfolgt ist und zwar gerade im Rücken.

Wir glauben damit die „Bedenken" und Einwendungen Zweigelts gänzlich entkräftet zu haben und sagen zu können, daß zugleich die beste Bestätigung für unsere Auslegung der terminalen, dreikieligen Phyllokladien gewonnen worden ist.

Einen anderen abnormen Fall haben wir an *Ruscus aculeatus* gefunden. Dieses abnorme Phyllokladium stimmt eigentlich mit der schon von Velenovský an *Ruscus Hypoglossum* beschriebenen Abnormität überein An *R. aculeatus* ist dieser Fall noch nicht beschrieben worden, und deshalb möge er hier angeführt sein.

Unter den übrigen sonst ganz normalen Phyllokladien an dem Seitenästchen sitzt in der Achsel der trockenhäutigen Braktee ein schon durch seine Größe von oben anderen Phyllokladien abweichendes Gebilde. Auf den ersten Blick erkennen wir, daß der Blütenstand von zwei gegenständigen, aber vollkommen freien Brakteen gestützt ist. Diese Brakteen sind trockenhäutig, ebenso wie an den übrigen blütentragenden Phyllokladien desselben Ästchens. Die unterhalb der Infloreszenz befindliche Partie zeigt sich als eine starkkantige, durch zwei Seitenflügel verbreiterte Achse. Diese Flügel fließen mit einer der Stützbrakteen des Blütenstandes nicht zusammen, sondern überragen dieselben, indem sie mit sichelförmiger Biegung ganz selbständig endigen. Merkwürdig ist dabei, daß diese Flügel in diesem abnormen Falle das bei dieser Art wichtige Achsenmerkmal bewahren, nämlich die hervorstechende Kantigkeit. An beiden Flügeln, sowohl an dem bedeutend größeren rechten als auch an dem linken, bemerken wir auf der Unterseite (welche jedoch durch die Drehung des Stiels um 180° hinaufgelangt ist) beiläufig in der Mitte durchlaufende, stark hervortretende Rippen, welche erst in der Spitze der Flügel selbst endigen.

Die Auslegung dieses abnormen Phyllokladiums ist selbstverständlich und stimmt mit der Auslegung überein, welche Velenovský bezüglich des abnormen Phyllokladiums bei *Ruscus Hypoglossum* gegeben hat. Die beiden gegenständigen Brakteen der Infloreszenz behalten ihre Selbständigkeit und ursprüngliche Größe bei, ohne mit den Achsenflügeln zusammenzufließen.

Mit Zweigelts Kritik unserer übrigen, bereits publizierten Abnormitäten gedenken wir uns nicht umständlich zu befassen.

Wir bemerken diesfalls bloß folgendes: Herr Zweigelt läßt durchblicken, daß er die morphologischen Befunde respektiert. Wie kann aber jemand morphologische Fakta respektieren und beurteilen, wenn er sozusagen in jedem Satze seiner Abhandlung verrät, daß er sich niemals mit morphologischen Studien befaßt und sich nicht einmal die Elemente dieses Wissenszweiges zu eigen gemacht hat? Herr Zweigelt spricht da — mit Verlaub — wie der Blinde von Farben. Die an den Phyllokladien von *Ruscus* nachgewiesenen morphologischen Befunde können durch keine Kritik entkräftet oder beseitigt werden. Eine Kritik kann man bloß an der Auslegung solcher Tatsachen üben. Herr Dr. Zweigelt hat aber gerade eine solche Kritik versucht, und deshalb ist es kein Wunder, wenn dieselbe kläglich ausgefallen ist, was mir bezüglich so vieler Stellen seines Versuches nachgewiesen haben. Durch die Phrase, daß die moderne Systematik und Morphologie auf der Anatomie aufgebaut werden müsse, wird an den morphologischen Fakten gewiß niemals etwas geändert werden.

Was sollen wir uns übrigens von einem Autor denken, welcher vorerst das, worüber er mit seinem Gegner polemisieren will, falsch zitiert, ob dem so appretierten Zitat dann verwundert den Kopf schüttelt und schließlich erklärt, daß ihm das (falsche) Zitat unverständlich sei? Herr Dr. Zweigelt ist ein solcher Kritiker. In seiner Beurteilung unserer in Figur 6 abgebildeten Abnormität spricht er von dem Teile *c* so, als ob er von uns als „die blütentragende, durch Blütenknospen abgeschlossene, primäre Achse“ bezeichnet worden wäre. Durch Einsichtnahme in unsere Arbeit kann sich aber jedermann überzeugen, daß in der von Hrn. Zweigelt angezogenen Stelle von einer primären Achse gar keine Rede ist. Wir sprechen dort von der axillären Achse, welcher Begriff in diesem Falle sowohl auf Grund der Abbildung als auch auf Grund der dazu gegebenen Erklärung sehr leicht verstanden werden kann. Hier handelt es sich also entweder um eine absichtliche Wortverdrehung oder um eine große Leichtfertigkeit.

Auch unsere Beschreibung des unteren Teils des abnormen Phyllokladiums, von dem wir sagen, daß es in der Form eines ovalen Gebildes entwickelt ist, bietet einem normalen Auffassungsvermögen keine solche Schwierigkeiten, wie sie Hr. Zweigelt schildert. Es muß doch jedermann, der die Erklärung mit der Abbildung vergleicht, klar sein, daß es sich um ein im Durchschnitte ovales Gebilde handelt, weil die auf der einen Seite verschmälerte Ellipse diese Verhältnisse am besten darstellt.

Die Ausstellung Zweigelts, daß wir unsere Abnormitäten nicht zerschnitten und darin den Verlauf der Gefäßbündel nicht beobachtet haben, halten wir für unbegründet und übergehen wir deshalb diesen Vorwurf mit Stillschweigen. Ebenso unstatthaft scheint uns die Behauptung Zweigelts zu sein, „daß alle übrigen von uns gebrachten abnormalen Fälle für die Theorie von bedingtem Werte sind, da ein Einblick in die Gefäßbündelgruppierung fehlt.“

Die von Zweigelt angeführten Abnormitäten stellen im ganzen nichts neues vor. Das Phyllokladium von *Ruscus* (Abb. 1a) — Hr. Zweigelt gibt nicht an, ob von *R. Hypoglossum* oder von *R. Hypophyllum* — ist nichts anderes als ein gewöhnliches, dreikieliges Phyllokladium, welches bei *R. aculeatus* keine Seltenheit ist und dessen Auslegung wir schon gegeben haben. Bei der in der Abb. 1b veranschaulichten Abnormität handelt es sich offenbar entweder um die Verwachsung eines sterilen und eines blütentragenden Phyllokladiums oder um eine Verkümmerung und Abreißung der linken Hälfte des einzigen Phyllokladiums (worauf die Art und Weise, wie sich die Nerven verhalten, hinweist). Gegen unsere Auslegung spricht weder der eine noch der andere Fall Zweigelts. Dasselbe können wir auch bezüglich des dritten Falls Zweigelts behaupten. Leider wissen wir auch hier nicht genau, um welche Art von *Ruscus* es sich handelt. An der betreffenden Stelle lesen wir bloß, daß es vermutlich (!) *R. Hypoglossum* war. Zweigelt beschreibt da ein in Brünn gefundenes Phyllokladium, welches an der Ober- und Unterseite Blüten trug. Unglücklicherweise sei es ihm unmöglich gewesen, dasselbe näher zu untersuchen. Es handelt sich da wahrscheinlich um zwei, die Achse des Brachyblasts cymös abschließende Blütenstände oder um zwei seriale, hintereinander gestellte Infloreszenzen. Diese Sache müßte noch näher morphologisch untersucht werden.

Den von uns und Velenovský beschriebenen und abgebildeten Abnormitäten spricht Zweigelt jede Bedeutung ab und degradiert er dieselben auf einen bloßen „Beweis dafür, wie schier unerschöpflich die Natur mit abweichenden Entwicklungen spielt“. Gegen die Auslegung unserer Fälle führt er nichts anderes ins Treffen, als das, daß wir die betreffenden Abnormitäten nicht der anatomischen Untersuchung unterzogen haben. Die Abnormitäten Velenovskýs selbst zu erklären oder die von dem letztgenannten Autor dazu gegebenen Auslegungen zu widerlegen, hat Hr. Dr. Zweigelt nicht einmal versucht und wir glauben nicht fehl zu gehen, wenn wir dieses Schweigen des Hrn. Zweigelt dahin auslegen und dadurch erklären, daß er eben unfähig ist, selbst eine solche Auslegung und Widerlegung zustande zu bringen.

D) Die Anatomie der Phyllokladien.

In den einleitenden Zeilen jenes Teils der Abhandlung des Hrn. Zweigelt, welcher von den anatomischen Verhältnissen der Asparageen-Phyllokladien handelt, sagt der genannte Autor, „daß anderseits aber Blatt und Stengel in der Gruppierung der Gefäßbündel sehr gut gekennzeichnet sind und es sei selbstverständlich, daß wir die oberflächlich-morphologische Beweisführung in dem Augenblicke korrigieren zu sollen uns für verpflichtet halten, wenn z. B. ein blattartiges Organ im inneren Bau die Annahme der Blattnatur absolut verbietet.“

Daß diese Behauptung rein dogmatisch ist, da sie durch keine Beweisführung unterstützt wird, braucht nach allem, was im ersten

Teile unserer vorliegenden Arbeit angeführt worden ist, wohl keines weiteren Beweises.

Hier erinnern wir nur noch einmal an den Fall der Blätter und der Braktee bei *Juncus communis,* welches Organ doch nach Zweigelt „im inneren Bau die Annahme der Blattnatur absolut verbietet“ — obgleich es sich da um ein aufgelegtes Phyllom handelt. Und ähnliche Fälle könnten wir eine ganze Reihe anführen.

Im folgenden werden wir uns wieder an unseren früheren modus procedendi halten, weil derselbe ganz deutlich der anatomischen Zusammensetzung der Gattungen *Ruscus, Danaë* und *Semele* entspricht.

1. *Danaë racemosa.*

Die „Phyllokladien“ sind unserer Auslegung zufolge verkürzte Ästchen (Brachyblaste), welche ein einziges terminales Blatt tragen. Mit Verwunderung haben wir bei Zweigelt gelesen, daß der Umstand, daß in der unteren Stengelpartie in den Achsel der Brakteen Ästchen, in dem oberen Stengelteile dagegen Phyllokladien auswachsen, „vornherein die Kaulomnatur der letzteren erwarten läßt.“

Wir bemerken hierzu bloß soviel, daß man mit demselben Rechte diese Beweisführung auch für unsere Behauptung in Anspruch nehmen könne, weil nach unserer Auslegung aus den Achseln der oberen Brakteen am Stengel geradeso Ästchen (allerdings verkürzte) wie aus den unteren herauswachsen. Dieses Argument Zweigelts versagt also vollkommen. Der darauf folgenden Erörterung betreffs der terminalen Phyllokladien mangelt die nötige Klarheit und insbesondere die Behauptung, „daß unsere Mitteilung über das letzte Phyllokladium zu Velenovský in Widerspruch zu stehen scheint, da derselbe hier immer von terminalen Laubblättern spricht“ beruht auf einem Mißverständnis. Bezüglich der terminalen Phyllokladien bin ich der Ansicht, daß die Auslegung Velenovskýs natürlicher ist als jene Zweigelts, denn wir können uns eher ein Terminalblatt am Ende der Hauptachse als eine verlängerte und erst an der Spitze selbst blattartig abgeflachte Hauptachse vorstellen. Zu der ersterwähnten Anschauung haben wir eine Menge normaler Beispiele (siehe Velenovskýs Morphologie [II. Band und Supplement]), während zu Zweigelts Ansicht kein Analogon bekannt ist.

Was die Orientierung der Xyleme der Gefäßbündel in der Spreite der Phyllokladien von *Danaë* mit Bezug auf die Achse, an welcher diese Gebilde aufwachsen, anbelangt, so sind wir Hrn. Zweigelt für diese Hinweisung dankbar, weil uns das, auf was er aufmerksam macht, abermals einen neuen Beweis für die Richtigkeit unserer, nicht aber für die gegenteilige Ansicht liefert. Das Terminalblatt befindet sich ja am Brachyblast doch zur Achse des Brachyblasts in adossierter Stellung und wendet dieser Achse auch richtig seine Xyleme zu! Es kann also nicht zur Hauptachse, auf der der Brachyblast steht, orientiert sein, wie Zweigelt vermutet.

Auf jeden Fall aber handelt es sich hier um ein Gebilde, welches sich wie ein Blatt verhält, wofür auch die eigenen Worte Zweigelts sprechen und folgendermaßen lauten: „Es liegt die deutliche Tendenz vor, den Bau eines typischen Blattes zu kopieren.“ Darin stimmen bisher alle überein, welche sich mit der anatomischen Zusammensetzung der Phyllokladien bei *Danaë* beschäftigt haben. Allerdings müssen alle diejenigen, welche von dem Axiom ausgehen, daß wir es hier mit einer abgeflachten Achse zu tun haben, auf irgend eine Weise diesen Mangel ihrer anatomischen Beweisgründe verdecken und entschuldigen. Und das tun sie eben in der Weise, daß sie in diesem Falle die Tendenz zugeben, auch durch den anatomischen Bau das typische Blatt nachzuahmen, obzwar doch die Auslegung, daß es sich da um ein wirkliches Blatt handelt, dessen anatomische Struktur also die ursprüngliche ist, viel begreiflicher erscheint.

Denselben Fall haben wir auch in der Arbeit Szafers. Dieser Autor äußert sich über die Phyllokladien der Gattung *Danaë* folgendermaßen: Die Oberseite (der Phyllokladien) verliert allmählich die Spaltöffnungen und übernimmt die Funktion der Assimilation, die Unterseite behält dagegen ihre Spaltöffnungen, vergrößert sogar die Zahl derselben, verliert einen Teil des Assimilationsgewebes, bekommt größere Interzellularen — kurz gesagt: verhält sich am Schlusse des ganzen Veränderungsprozesses wie die Unterseite eines Laubblatts, während die Oberseite desselben sich der Oberseite eines xerophytisch gebauten Blattes annähert“. —

Es kann uns also niemand ausstellen, daß in unserer Behauptung von der Übereinstimmung der morphologischen Bedeutung (im Sinne Velenovskýs) und der anatomischen Struktur der Phyllokladien etwas unrichtiges ist, wenn die Anatomen diese Übereinstimmung selbst zugeben müssen.

Besondere Aufmerksamkeit müssen wir an dieser Stelle auch noch dem Umstande widmen, daß die Spreite des Phyllokladiums bei *Danaë* sich von der Mutterpflanze genau dort abtrennt, wo dieselbe in das Basalglied übergeht. Dieser Übergang ist sehr deutlich schon bei äußerlicher Beobachtung sichtbar. Daraus haben wir die ganz logische und einfache Konsequenz abgeleitet, daß dieser Umstand ganz vorzüglich unsere Auslegung bestätigt. Für Hrn. Zweigelt ist das aber nur ein bedeutungsloses Moment, weil er angeblich nach seinen eigenen Erfahrungen „in einem Viertel aller Fälle konstatieren konnte, daß eher „die Blattspreite“ in Stücke ging und unter zehn Malen dreimal das ganze Phyllokladium mitsamt der Ansatzstelle losgerissen worden war“. Demgegenüber müssen wir neuerdings konstatieren, daß wir diesen einfachen Versuch wiederholt mit einer Masse von Material vorgenommen haben und daß das Experiment nur mit ganz unbedeutenden, ja verschwindenden Ausnahmen immer so ausgefallen ist, wie wir in unserer Arbeit angeführt haben. Aus welchem Grunde das experimentelle Resultat Zweigelts ein ganz anderes war, können wir uns nicht erklären. Vielleicht hat er absichtlich irgend eine besondere andere Methode in Anwendung gebracht, welche dann ein abweichendes Resultat zur Folge hatte. Wir haben das Experiment ganz einfach gemacht und der geneigte Leser, dem daran gelegen ist, sich zu überzeugen, wird, wenn er denselben Vorgang beobachtet wie wir, gewiß auch zu dem gleichen Resultat gelangen. Man braucht bloß mit zwei Fingern die Phyllokladiumsspreite zu erfassen und durch Zug in der Richtung ihrer Längsachse wird dann immer die Abtrennung an der angedeuteten Stelle erfolgen. Wen aber dieses gewaltsame Abreißen der Spreite des Phyllokladiums nicht befriedigen sollte, den machen wir nochmals darauf aufmerksam, daß die abgestorbenen, vergilbten Phyllokladien immer von selbst an der bezeichneten Stelle von der Pflanze sich abtrennen.

Bezüglich der Bedeutung der Dislozierung der Spaltöffnungen an den Phyllokladien von *Danaë* suchen wir da vergeblich jene Wichtigkeit, welche Zweigelt diesem Umstande beimißt. Dieser Autor „erinnert vor allem an die von Szafer so ausführlich behandelten und von ihm selbst nachgeprüften Reduktionserscheinungen im Spaltöffnungsapparat der morphologischen Oberseite.“ An einem anderen Orte wieder lesen wir bei Zweigelt: An der morphologischen Oberseite, also am Phyllokladium unten treten die Stomata in sehr geringen Mengen auf, während an der Unterseite, also oben, der Spaltöffnungsapparat normal gebaut ist“. Das läßt sich aber wiederum ganz einfach auf unsere Auslegung der Phyllokladien zurückführen. Wenn die Spreite des Phyllokladiums das erste Blatt an der Seitenachse ist, so muß es ein adossiertes Blatt sein, dessen morphologische Oberseite von der Mutterachse des Phyllokladiums abgewendet sein muß. Dann kann uns auch die Verteilung der Spaltöffnungen nicht in Verwunderung setzen, da diese Verteilung der Gestaltung des Atmungsapparats an einem bifazialen, so, wie wir angedeutet haben, orientierten Blatte entspricht. Übrigens bemerken wir, daß den Auslegungen Szafers und Zweigelts betreffs des Spaltöffnungsapparats und seiner Beziehungen zu den morphologischen beziehungsweise physiologischen Seiten des Phyllokladiums ebensowohl Klarheit als auch Beweiskräftigkeit abgeht.

Es ist auffallend, daß Zweigelt diesem unserem Urteil beipflichtet, indem er bezüglich der Arbeit Szafers sich dahin äußert, „da Szafer zwischen morphologischer und physiologischer Oberseite nicht scharf unterscheidet, so kann ich aus seinen Angaben nicht klug werden — oder sollten verschiedene Pflanzen ein verschiedenes Verhalten zeigen?“

Zweigelts Behauptung, daß „als wichtiges Kaulommerkmal die zuweilen zu beobachtende Schrägorientierung einzelner Gefäßbündel gelten mag“, ist in Wirklichkeit eine sehr schwache Stütze für die Achsenauslegung der Phyllokladien, weil die Gefäßbündel in den Blättern geradeso auf die mannigfaltigste Weise angeordnet und orientiert sein können wie in der Achse. In dieser Beziehung verweisen wir auf unsere früheren Auseinandersetzungen und auf die einschlägige Literatur.

Aus dem Gesagten erhellt wohl zur Genüge, daß Zweigelts Schlußsatz: „Alles in allem erwogen, müssen wir auch in den Phyllokladien von *Danaë* echte Kaulome erblicken“ — nicht bewiesen, also unbegründet ist.

2. *Semele androgyna.*

Aus unserer bereits veröffentlichten Abhandlung ist klar zu ersehen, daß die sterilen Phyllokladien dieser Art morphologisch ganz identisch mit den gleichen Organen bei *Danaë racemosa* sind. So weit wir zu eruieren imstande waren, stimmt die Anatomie im ganzen mit dieser Auffassung der Phyllokladien überein. In dem stielartig verschmälerten Basalteile finden wir die Gefäßbündel konzentrisch angeordnet, während sie in der flachen Spreite in einer Fläche zusammengestellt sind. Es ist dies also dasselbe wie bei *Danaë*. Nur ein Unterschied ist vorhanden und zwar der, daß bei *Danaë* noch die Selbständigkeit des Brachyblasts und des denselben abschließenden Blatts anatomisch unterschieden werden kann, während bei *Semele* beide Teile voneinander nicht gleichmäßig geschieden sind.

Wenn wir also die Gattung *Danaë*, deren Phyllokladien uns den einfachsten, am ehesten begreiflichen Typus vorstellen, als Ausgangspunkt wählen, so glauben wir einen vollkommen logischen Weg eingeschlagen zu haben.[1]

Seine Auslegung, daß die Phyllokladien von *Semele* Achsenursprung haben, stützt Zweigelt einzig und allein auf den Umstand, daß der Zentralzylinder an der Basis, bevor er sich in der Fläche des Phyllokladiums in einzelne Gefäßbündel ausbreitet, sich in zwei bis drei kleinere Zylinder zerteilt. An dieser Stelle führen wir bloß soviel an, daß diese Art und Weise der Zerteilung des basalen Gefäßbündelzylinders auch bei echten Blättern häufig vorkommt und daher gar kein gewichtiges oder entscheidendes Argument für die Achsenbeschaffenheit des betreffenden Organs abgeben kann. Übrigens haben wir da denselben Fall wie bei *Ruscus*, wo wir diese Seite der Sache noch näher berühren werden.

Was die blütentragenden Phyllokladien anbelangt, so bemüht sich Hr. Zweigelt bezüglich derselben den Beweis zu führen, daß sie mit den sterilen vollkommen übereinstimmen und daß infolgedessen der Satz Velenovskýs: „Jede Infloreszenz von *Semlee* mit ihren Zipfeln und Brakteen ist gleich einem blühenden Phyllokladium von *Ruscus* und alle diese Phyllokladien sind in der Fläche zusammengewachsen“ — als eine vollständige Verkennung der Tatsachen abzulehnen sei. Weiterhin sagt Hr. Dr. Zweigelt „— — tatsächlich sind die beiden Gebilde einander gleichwertig und bezieht sich der Unterschied lediglich auf die Auswahl bestimmter Zentralzylinder, welche im einzelnen Falle zur Blütenbildung herangezogen werden.“ In dieser Beziehung verweisen wir auf das schon oben über das Verhältnis des sterilen Phyllokladiums zum blütentragenden bei der Gattung *Ruscus* gesagte. Beide Gebilde haben ganz gleiche Assimilationsfunktionen und es kann uns also keineswegs überraschen, wenn auch die anatomische Struktur übereinstimmt, obgleich die morphologische Bedeutung eine verschiedene ist. Übrigens könnten wir eine Menge solcher Fälle anführen, wo die anatomische Zusammensetzung zweier Organe von verschiedenem Ursprung vollkommen übereinstimmt. Siehe den I. Teil der vorliegenden Arbeit.

---

[1] Zweigelt bestreitet die Giltigkeit der methodologischen Regel, daß man immer von dem einfachsten Falle ausgehen und zu komplizierteren sukzessive fortschreiten soll. (Er sagt nämlich: Ich möchte nur bemerken, daß es solche Regeln nirgends gibt.) In dieser Beziehung möchten wir ihn auf irgend ein beliebiges Elementarbuch der Logik verweisen, um seine unrichtigen Ansichten zu korrigieren.

Zweigelts Satz: „Da Velenovský und Daněk auf dem Standpunkte stehen, daß die blütentragenden Phyllokladien echte Kaulome, die sterilen echte Phyllome sind“ — müssen wir als eine absichtliche Verdrehung der Tatsachen erklären! Die blütentragenden Phyllokladien der Gattung *Semele* haben wir niemals und nirgends als wahre Achsen angesehen und ausgegeben, ebensowenig wie die blütentragenden Phyllokladien von *Ruscus.* Wir haben immer gesagt, daß es sich in beiden Fällen um zusammengesetzte Organe von teilweisem Phyllom- und teilweisem Kaulomursprung handelt. Zweigelts „halbsteriles Phyllokladium“ ist ganz und gar nichts verwunderliches. Es ist das nach unserer Auslegung etwa soviel, als ob ein steriles Phyllokladium mit einem blütentragenden verwachsen würde. Die ganze Sache erinnert uns in bedeutendem Maße an die von Zweigelt beobachtete, in der Fig. 1b seiner Arbeit abgebildete Abnormität bei *Ruscus.*

3. *Ruscus.*

Nach Zweigelt bildet einen der wichtigsten Beweise für die Achsennatur der Phyllokladien dieser Gattung der Umstand, daß der Zentralzylinder der Gefäßbündel aus dem unteren Teile des blütentragenden Phyllokladiums seine Eigenschaften auch in dem oberen Teile beibehält. Die Bedeutung dieser Beobachtung wird von Zweigelt ungemein überschätzt, denn in Wirklichkeit ist der Wert dieses Befundes ein minimaler. Wenn wir die Stützbraktee und den Oberteil des blütentragenden Phyllokladiums vergleichen, so finden wir hier in normalen Fällen gewöhnlich ein bedeutendes Mißverhältnis, was die Größe beider Gebilde anbelangt. Wir können uns also nicht wundern, daß das stärker entwickelte Organ auch stärker entwickelte innere Gewebe hat.

Wir haben schon oben bewiesen, daß die zylindrische Zusammenstellung der Gefäßbündel keinen hervorstehenden Achsencharakter an sich trägt. Wir begegnen demselben im Gegenteil sehr häufig in den Basalteilen, manchmal auch im ganzen Verlaufe der typischen Phyllome. Es ist also schon aus dieser Erscheinung allein ersichtlich, daß die Begründung Zweigelts unberechtigt ist.

Jedenfalls aber auf Grund einer großen Menge von Beobachtungen erklären wir, daß der Charakter der zylindrischen Anordnung der Gefäßbündel in der oberen Hälfte des Phyllokladiums gänzlich verschwindet. Daß dies nicht plötzlich erfolgt, ändert an der Sache nichts. Wir können uns dies ganz leicht durch die Adaptierung beider Partien des Phyllokladiums aneinander erklären.

Wenn aber selbst diese Gründe nicht genügen sollten, Hrn. Zweigelt zu überzeugen, so mag noch folgendes angeführt sein.

Es geschieht manchmal bei *R. Hypoglossum* (ja es existiert eine konstante ähnliche Varietät), daß die Stützbraktee die Gestalt und Größe des oberen Teils des Phyllokladiums annimmt. Einen solchen Fall hat Velenovský schon vor Jahren beschrieben. Diese Erscheinung ist schon an und für sich so überzeugend, daß sie jedem beurteilungsfähigen Botaniker die Bedeutung der Phyllokladien klarmachen muß. Ich habe den Verlauf der Gefäßbündel bei einem so entwickelten Phyllokladium verfolgt und gefunden, daß sowohl in der Braktee als auch in dem Oberteile die Gefäßbündel ganz gleich angeordnet sind, so daß wir bei mikroskopischer Beobachtung gar kein Unterscheidungsmerkmal dafür haben, welche Partie der Braktee und welche dem Phyllokladium angehört. In beiden Organen ist allerdings nur in ganz unbedeutender Länge an der Basis der Zentralzylinder erhalten, und auch die zwei seitlichen, aus der Basis der Braktee sich abzweigenden Nerven behalten den inneren Charakter des Zylinders bei. Nach Zweigelt müßte also auch diese Braktee ein Kaulom sein, und so würden wir auf Grund dieser anatomischen Logik zu dem morphologischen Nonsens gelangen, daß ein notorisches Phyllom, wenn es sich vergrößert, zu einem Kaulom wird.

Bei der anatomischen Untersuchung haben wir auch Fälle gefunden, wo sich aus dem zentralen Gefäßbündelzylinder in der unteren Hälfte des Phyllokladiums unter anderem auch ein kleiner Seitenzylinder abgeteilt hat, welcher genau in die Stelle fiel, wo die Braktee und das Phyllokladium auseinandergehen. In diesem kleinen Zylinder haben wir 3—5 Gefäßbündel gezählt. Bei fortschreitender Beobachtung der aufeinanderfolgenden Schnitte haben wir gefunden, daß aus diesem kleinen Seitenzylinder ein Teil der Gefäßbündel in die Braktee und ein Teil in die Fortsetzung des Phyllokladiums hineintrat. Bei 5 Gefäßbündeln z. B. (Abb. 3) traten in die Braktee in einem Falle 3 Gefäßbündel, welche auch dort noch ein kleines Stück die Natur eines Zylinders beibehielten, und in die obere Hälfte des Phyllokladiums 2 Bündel hinein. Wie haben wir dies anatomisch zu verstehen? Von dem Basalzylinder der Gefäßbündel im unteren Teil des Phyllokladiums teilt sich ein seitlicher ab, um teilweise in die Braktee und teilweise in die obere Hälfte des Organs hineinzutreten. Daraus ist am besten evident, daß die anatomischen Details im Verlaufe der Gefäßbündel hier nicht entscheiden können.

Im weiteren beschreibt Zweigelt sehr detailliert den Verlauf der Gefäßbündel im terminalen Phyllokladium von *Ruscus aculeatus*. Hierzu bemerken wir nur folgendes: Beim Phyllokladium dieser Spezies, namentlich bei den Endphyllokladien, sind die von den Lebensfunktionen gestellten Bedingungen an beiden Seiten des Phyllokladiums dieselben. Wenn wir es hier bloß mit einem Blatte zu tun hätten, so müßten wir es für ein monofaziales erklären. Es tritt hier aber — nach unserer Auffassung — noch hinzu, daß das terminale Blatt mit der Achse und ihren Flügeln zusammenfließt. Weil aber bei der Stellung der Phyllokladien keine Anforderungen an die Differenzierung der Seiten gestellt werden, so subordiniert sich auch das Blatt teilweise der Anordnung der Gefäßbündel in der basalen Achse. Das ist ganz begreiflich bei einer so innigen Verbindung beider Partien und kann darin kein Argument gegen die Richtigkeit unserer Auslegung erblickt werden. Daß sich die Sache so und nicht anders verhält, das beweisen die blütentragenden Phyllokladien derselben Art, bei denen der Oberteil streng bilateral gebaut ist und die Gefäßbündel durchweg auf eine Seite hin orientiert sind. Hier ist auch am besten zu sehen, daß die anatomische Struktur so veränderlich und von so mannigfaltigen Einflüssen abhängig ist, daß aus ihr kein Kriterium morphologischer Werte gemacht werden kann.

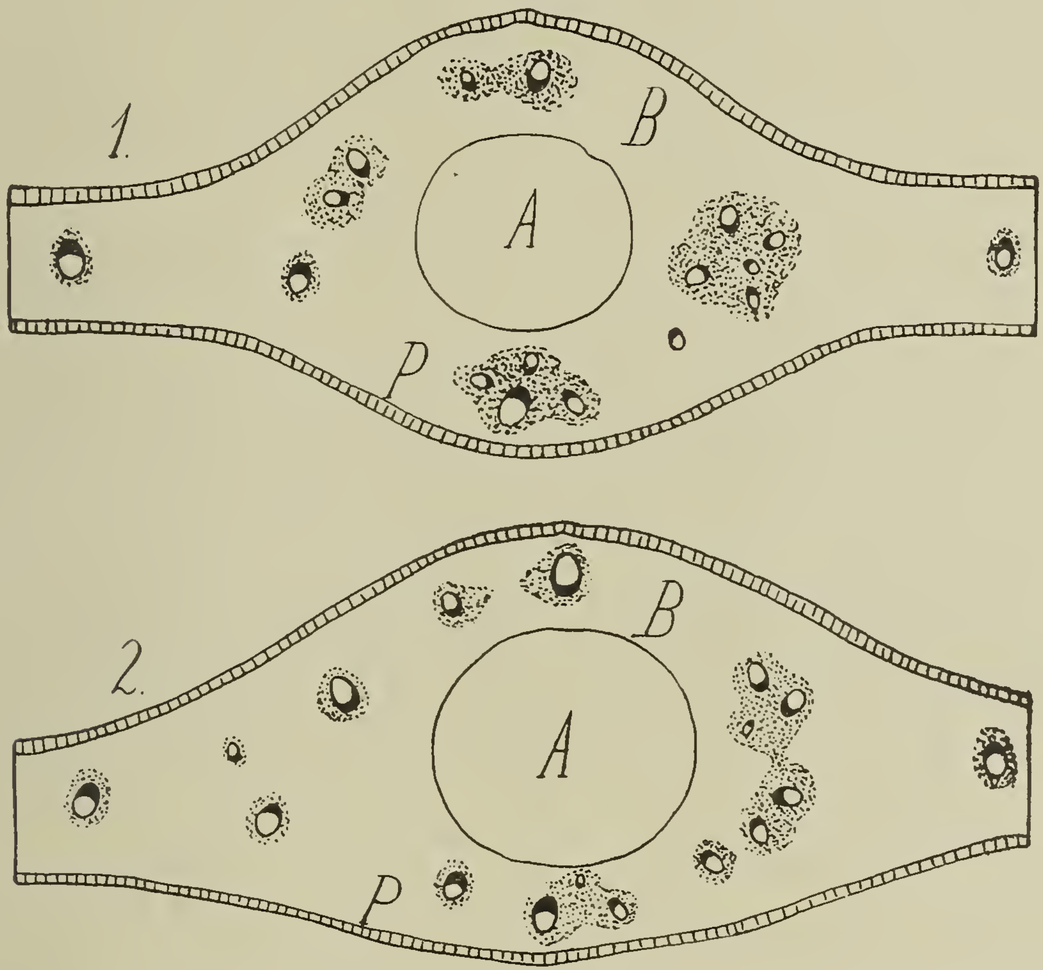


Abb. 3. Zwei in unbedeutender Länge nacheinander folgende Querschnitte durch ein blütentragendes Phyllokladium von *Ruscus Hypoglossum* mit der großen, an der Oberseite sich befindenden Stützbraktee. *A* Die basale Partie vom Blütenstand. *B* Die Basis der Stützbraktee. *P* Die Fortsetzung des Phyllokladiums.

Zweigelt hält sich darüber auf, „daß an dem sterilen Phyllokladium von *R. Hypophyllum* und *R. Hypoglossum* in keinem Falle auch makroskopisch eine Andeutung jener hypothetisch geforderten Grenze zwischen Kaulom und Phyllom gefunden werden konnte“. Diesbezüglich machen wir darauf aufmerksam, daß die Zusammenwachsung, um die es sich da handelt, eine kongenitale ist und daß bei einer derartigen Verwachsung fast immer zwei Organe dermaßen ineinander übergehen, daß die Spuren der Verwachsung gänzlich verschwinden. Beispiele hierzu kann der geneigte Leser im Kompendium Velenovskýs an vielen Stellen finden.

Bemerkungen zu Zweigelts „Phylogenetischen Betrachtungen".

Wenn Herr Zweigelt unsere Auslegung der Ruscus-Phyllokladien widersinnig vorkommt, so muß jedem Botaniker seine — Zweigelts — eigene Auslegung der „Urphyllokladien" aller Asparageen gerade erst recht und noch mehr „widersinnig" erscheinen.

Trotz aller Mühe, die wir uns gegeben haben, konnten wir nichts finden, was nur einigermaßen als Begründung der Ansichten des Herrn Zweigelt über diese Sache angesehen werden könnte, es wäre denn nur der Umstand, daß sich der Basalzylinder der Gefäßbündel auf eine eigentümliche Weise in einige kleinere Zylinder und dann erst in einzelne Bündel zerteilt.

Dagegen führen wir aber an, daß eine ähnliche Zerteilungsart der Gefäßbündel in die Fläche auch bei den Blättern vorkommt. So haben wir etwas ähnliches bei den Blättern der *Medinilla magnifica* beobachtet. Die Blätter dieser Melastomacee haben eine sehr stark hervortretende Nervatur. An der Basis des Blattes, nahe an dessen Insertion, bemerken wir, daß am Stengel die Gefäßbündel zylindrisch angeordnet sind. Dieser Basalzylinder ist dorsiventral stark abgeflacht. Etwas höher bemerken wir, daß dieser Zylinder sich in 3 kleinere Zylinder abzuschnüren beginnt. Das schreitet so weit vor, bis sich zwei selbständige, seitliche Zylinder abzweigen, von denen dann jeder an der Oberfläche des Blattes in Gestalt eines starken Nervs sichtbar wird. Dabei wahren aber die Gefäßbündel eines jeden dieser Nerven den Charakter der zylindrischen Anordnung. Der mittlere Zylinder verlängert sich in Gestalt eines starken Mittelnervs in die Fläche der Spreite, behält aber ebenfalls die zylindrische Anordnung seiner Elemente bei. Nach einiger Zeit zweigen sich auf die schon beschriebene Weise neuerdings zwei Nerven ab. Dies wiederholt sich gewöhnlich mehrere Male (beiläufig viermal). Die letzten Nerven, welche sich von dem Mittelnerv abteilen, haben annähernd gleiche Stärke. Von allen auf diese Weise entstandenen Hauptnerven zweigen sich Nebennerven ab, welche durch das Mesophyll hindurchgehen.

Wir können also jetzt die Frage stellen: Ist das nicht ganz dasselbe wie bei den Ruscusphyllokladien? Es wird doch niemandem einfallen, die Blätter der *Medinilla* für ein Kaulom zu erklären! Hier sehen wir abermals so klar als möglich, wie unzuverlässig die anatomischen Merkmale sind und daß es unmöglich ist, auch nur für einen einzigen morphologischen Wert eine verläßliche allgemein gültige anatomische Diagnose zu geben.

Es ist also ein gänzlich verfehltes Beginnen, aus der bloßen Art und Weise, wie die Nerven sich in der Fläche ausbreiten, weitgehende Konsequenzen abzuleiten. Wenn Zweigelts Theorie von den Urphyllokladien richtig wäre, so müßte sich doch jedenfalls irgend einmal ein atavistischer Fall, der sie bestätigen würde, ereignen, namentlich wenn wir wissen, wie variabel die Phyllokladien der Gattung *Ruscus* sind und wie oft Abnormitäten bei ihnen vorkommen. Trotz alledem, obzwar die von Zweigelt vorausgesetzten Fälle hätten Aufmerksamkeit erregen müssen, ist bisher noch kein einziger Fall publiziert worden, wo die Infloreszenz von *Ruscus* an der Spitze des Phyllokladiums oder seitwärts an einem der Seitennerven, wie bei *Semele,* sitzen würde. Ich habe mir die Mühe genommen, ein sehr großes Material der Untersuchung zu unterziehen, habe aber keinen einzigen Fall gefunden, welcher für Zweigelts Theorie sprechen würde. Der Fall, wo der Blütenstand bei *Semele* an dem Mittelnerv aufsitzt, ist gar keine Seltenheit und kann derselbe sehr gut auf Grund der Auslegung Velenovskýs erklärt werden. Daß dieser Fall also die Richtigkeit der Voraussetzung von Urphyllokladien beweisen würde, scheint mir höchst zweifelhaft.

Wenn wir alles das resumieren, was hier über die Phyllokladien bei den Gattungen *Ruscus, Danaë* und *Semele* gesagt worden ist, so gelangen wir nur zur Bestätigung dessen, was wir in unserer ersten Arbeit niedergelegt haben. Wir sind Herrn Zweigelt fast dankbar dafür, daß er uns durch seinen polemischen Artikel Anlaß gegeben hat, einige Seiten dieses Problems noch zu vertiefen und mit der Auslegung Velenovskýs in Einklang zu bringen. Und was die Anatomie betrifft, so sind wir mehr denn je zuvor von der Überzeugung durchdrungen, daß die anatomischen Details über den morphologischen Wert der Organe gar nicht entscheiden und daß dieselben, wenn sie manchmal mit der morphologischen Auslegung in scheinbarem Widerspruche stehen, stets als sekundäre Adaptationen erklärt werden können.

Über das Vorkommen von Nitriten in Pflanzen.

Von

K. Aso und **T. Sekine.**

Über das Vorkommen von Spuren von Nitriten in Knospen von *Sagittaria sagittifolia,* ferner in den etiolierten Stengeln von Erbsenkeimlingen und Kartoffeltrieben, hat der eine von uns schon vor längerer Zeit berichtet.[1]) Kürzlich hat nun R. Klein[2]) das Vorkommen von Nitritspuren in etiolierten Kartoffeltrieben bestätigt, jedoch glaubt er, daß beim Nachweiß derselben in Sagittaria-Knospen Täuschungen unterlaufen seien.

Die Einwürfe Klein's sind aber unberechtigt, da er mit Knollen von *Sagittaria* gearbeitet hat, in denen auch Aso gar keine Nitritspuren gefunden hat. Aso hat lediglich in den Knospen oder Sprossen der Sagittariaknollen Nitrit nachweisen können. Für die Knollen von *Sagittaria* hat nun Klein gefunden, daß das heiße Extrakt derselben mit dem Reagens von Gries eine Rotfärbung gibt, welche durch die Anwesenheit von Anthokyan und dessen Muttersubstanz bedingt wird.

Gewiß enthalten die Außenteile der Knollen von *Sagittaria* Anthokyan, was schon ohne weitere Prüfung sofort ersichtlich ist, und jede verdünnte Säure bedingt hier Rotfärbung. Da aber Aso lediglich in den sprossenartigen Knospen der Knollen, aber nicht in den Knollen selbst Nitrit nachweisen konnte, so ist der Einwand Kleins bedeutungslos. Eine Spur von Anthokyan kommt allerdings auch in den Sprossen vor, und der wässerige Auszug derselben wird auf Zugabe von Säuren rot gefärbt. Aber diese nur schwache Färbung ist leicht zu unterscheiden von der tiefroten Reaktion mit dem Reagens von Gries; möchte doch Klein hier einmal vergleichende Versuche anführen. Unsere wiederholten Untersuchungen haben den früheren Nitritbefund völlig bestätigt. 20 g von Sprossen (15 Stück) von *Sagittaria,* deren äußere Schichten man entfernte, wurden mit Wasser zerrieben, filtriert und das Filtrat zu 50 cc aufgefüllt. Zum Nachweis von Nitriten haben wir nicht nur das Gries-Reagens, sondern auch Jodkalium-Stärkekleister verwendet, ferner die von Klein beschriebene Reaktion mit Sulfanilsäure-Diphenylamin und schließlich auch die von uns zuerst beschriebene Diphenylamin-Salzsäure-Reaktion.[1]) Das eben erwähnte wässerige Extrakt enthielt nur leise Spuren von Anthokyan und gab ganz unzweideutig alle Reaktionen auf Nitrit. Da die Lösung nicht völlig farblos war, so wurde sie mit nitritfreier Knochenkohle zuerst entfärbt. Für 1 cc des klaren Filtrates ergab sich nach der kolorimetrischen Bestimmung ein Gehalt von 0,000036 g Kalium-Nitrit entsprechend 0,0000161 g N_2O_3.

---

[1]) Aso, K., Diese Beih. Bd. XV. p. 208 u. XVIII. p. 319; ferner Bull. of the College of Agricult. Tokyo. Vol. V. p. 481 u. VI. p. 371.

[2]) Diese Beih. Bd. XXX. Abt. I. p. 141.

Klein hat auch beobachtet, daß die käuflichen Bleisalze, mit dem Reagens von Gries geprüft, oft Nitritspuren erkennen lassen. Da nun Aso bei den meisten seiner Untersuchungen Bleiazetat angewendet hatte, um störende Stoffe zu entfernen, so könnte nach Klein die erhaltene Nitritreaktion lediglich auf dem angewandten Bleiazetat beruhen. Jene Beobachtung von Klein an käuflichen Bleisalzen ist zwar richtig, jedoch war in dem von uns verwendeten Bleiazetat die Reaktion auf Nitrit nur äußerst schwach. Wenn man hier ein sicheres Urteil fällen will, müssen natürlich Kontrollbestimmungen ausgeführt werden. Diese ergaben nun in unserem Fall, daß hier gar keine Täuschung vorliegen kann.

32 g von Sprossen von *Sagittaria* (25 Stück) wurden mit Wasser zerrieben, filtriert und das Filtrat auf 100 cc aufgefüllt. Zu 10 cc dieser Lösung wurden 10 cc der wässerigen Lösung von Bleiazetat gesetzt und in dem Filtrat vom Niederschlag die Menge von salpetriger Säure kolorimetrisch bestimmt.[2]) 10 cc dieser Lösung ergaben so einen Gehalt an 0,00032 g KNO_2 entsprechend 0,000143 g N_2O_3.

Die Menge von salpetriger Säure in 10 cc jener Lösung von Bleiazetat allein ergab sich zu 0,0000012 g.

Als Differenz beider Resultate ergibt sich also 0,0001418 g N_2O_3 in 10 cc des Sagittariaknospenextraktes.

Es kann also gar kein Zweifel mehr existieren, daß die sprossenartigen Knospen von *Sagittaria* Nitrite enthalten. Nitrite sind zwar in mäßiger Menge giftig für Phanerogamen, aber nicht mehr in der großen Verdünnung, die hier in Betracht kommt. Die Nitrite können sowohl bei der physiologischen Oxydation von Amidosäuren als Nebenprodukte entstehen, als auch durch einen Reduktionsprozeß aus Nitraten.

Wir hegen keinen Zweifel, daß Klein bei Wiederholung unserer Versuche zu demselben Schluß kommen wird wie wir.

Landwirtschaftliches Institut der Universität Tokyo.

---

[1]) Dieses Reagens zeigt nur Nitrit an, aber nicht Nitrat. Ein Überschuß von Salzsäure ist nötig.

[2]) Es wurde ausgegangen von einer Lösung von 0,001 % chemisch reinem Kaliumnitrit.

Zur Anatomie der Burseraceen-Gattung Pachylobus.

Von

H. Solereder, Erlangen.

Mit 3 Abbildungen im Text.

Bei der Bestimmung einer unserer Sammlung unter falscher Bezeichnung zugegangenen Zenkerschen Pflanze aus Kamerun, die nur mit ganz jungen Blütenständen versehen war, als *Pachylobus macrophyllus* (Oliv.) Engl. auf Grund der anatomischen Untersuchung und der exomorphen Verhältnisse des Blattes, beobachtete ich einige interessante anatomische Merkmale, welche Guillaumin bei der Bearbeitung der Anatomie der Burseraceen und speziell der Gattung *Pachylobus* in Ann. sc. nat. Sér. 9. T. X. 1909. p. 251—255 und Journ. de botan. Sér. 2. T. II. 1909. p. 5—19 ganz übersehen hat. Vergleichsmaterial, ein Blattbruchstück des Originals von Mann aus Small Koby Islands im Herbarium Kew, die als *P. macrophyllus* bestimmte Kamerunpflanze von Zenker n. 787 aus dem Berliner Herbar und die von Engler (in den Bot. Jahrb. XLIV. 1910. p. 139) als var. *brevipetiolulatus* beschriebene Tessmannsche Pflanze n. 548 aus Spanisch-Guinea derselben Sammlung, bestätigte die Richtigkeit meiner Bestimmung.

Die neuen, bei *P. macrophyllus* konstatierten anatomischen Charaktere sind die folgenden: Stern-, Büschel- und auch Schildhaare, mit Drüsenhaaren kombiniert und mit verkieselten Strahlzellen-Spitzen versehen; dann papillös ausgebildete, steinzellenartige und meist durch seitliche, wurzelartige, parallel zur Blattfläche gelagerte Fortsätze verankerte Idioblasten („Papillenhaare“) der unterseitigen Blattepidermis mit sehr kurzen, kegelförmigen und verkieselten über die Blattfläche hervortretenden Spitzen; schließlich verschleimte Zellen im Grundgewebe der Nerven.

Kombinationen von Deck- und Drüsenhaaren sind nicht allzu häufig. Ihr Vorkommen war bisher (Erg.-Band z. Syst. Anat. d. Dikotyled. 1908. p. 368, Anm. 1) bei bestimmten Portulaceen, Caesalpiniaceen, Melastomaceen, Loganiaceen, Solanaceen, Myoporineen, Nyctagineen und Platanaceen bekannt. Baumartig verzweigte Deckhaare, deren Stamm und Äste einzellreihig sind, verbinden sich mit Drüsenhaaren bei bestimmten Solanaceen, Myoporineen und Nyctagineen; an sie schließen sich die mit Drüsenhaaren kombinierten Kandelaberhaare von *Platanus* (s. auch Hanstein, in Bot. Zeitg. 1868. p. 749 und Taf. XII, Fig. 96, 99 und 100) an. Die Kronenaußenseite der Loganiacee *Nicodemia rufescens* Solered. (Syst. Anat. Hauptband. p. 612, Anm.) trägt Drüsenhaare, die aus einem halben Drüsen- und einem halben Sternhaar der Buddleioideen-Haarform zusammengesetzt sind. Für die Tribus der Miconieen ist nach Gottschall (Anat. syst. Untersuch. d. Bl. der Melastomaceen aus der Tribus der Miconieen. Diss. München. 1900. p. 24—26, pl. II—III) die Verbindung von Deck- und Drüsenhaaren eine ganz gewöhnliche Erscheinung, die sich auf stern-, büschel-, kandelaber- und schülferchenartige Haargebilde erstreckt; dazu kommt noch, daß dort auch typische Drüsenhaare durch papillöses oder strahlenartiges Auswachsen von Stielzellen gewissermaßen Übergänge zur Deckhaarbildung zeigen. Schließlich sind die Drüsenzotten anzuführen, welche an ihrem Stiel Strahlenzellen entwickeln, und Übergänge von diesen bis zu typischen, mit Drüsenköpfen gekrönten Kandelaberzotten; solche Haargebilde sind bei bestimmten Portulaceen, Caesalpiniaceen und Melastomaceen konstatiert.

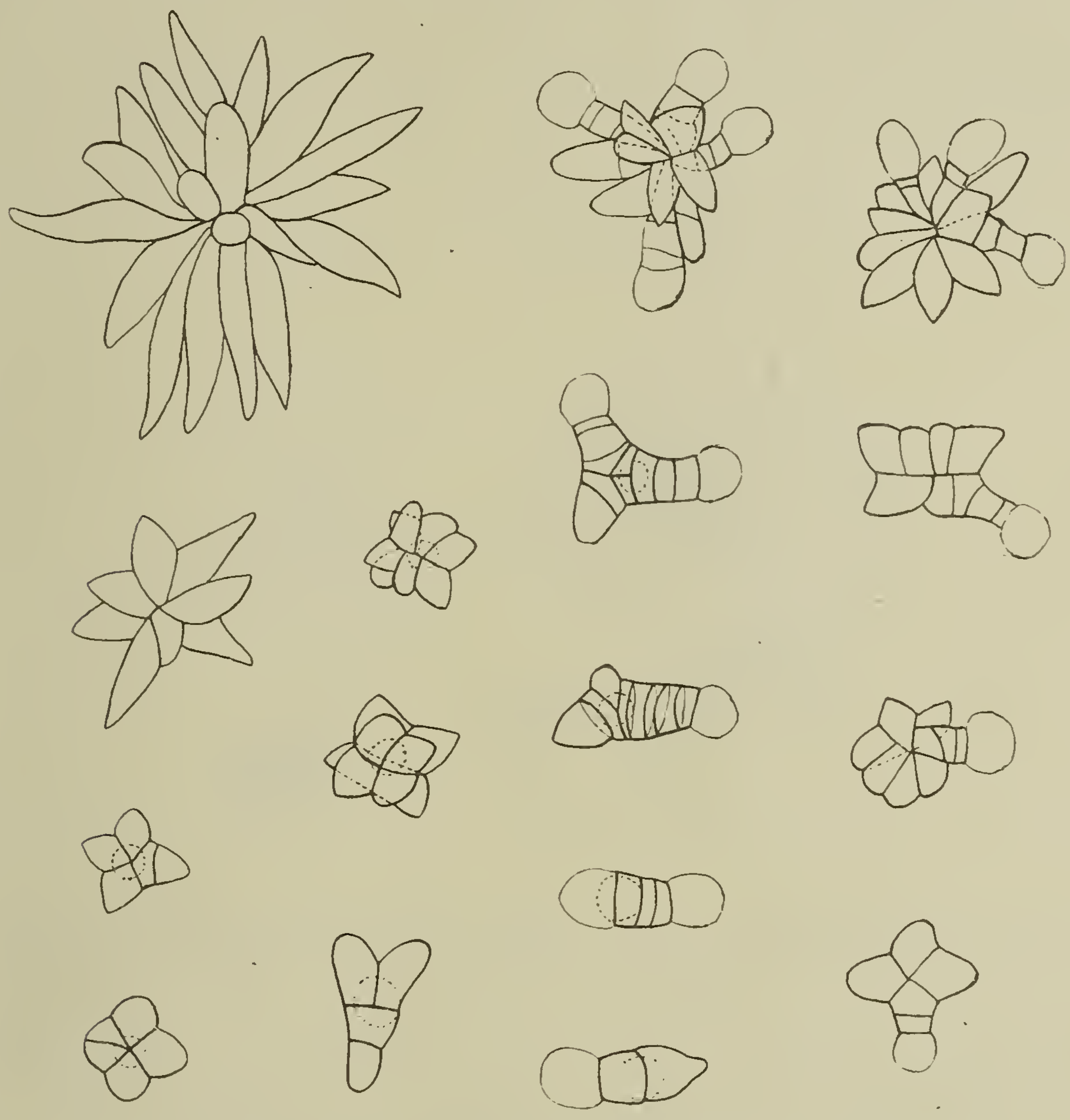


Fig. 1. *Pachylobus macrophyllus:* Pflanze von Zenker.

Bevor ich nun auf die Kombinationsformen der Trichome von *Pachylobus macrophyllus* eingehe, soll zunächst von der Behaarung der Gattung *Pachylobus* im allgemeinen die Rede sein. Die bezüglichen Angaben bei Guillaumin sind recht unvollständig. Die sämtlichen Haarformen lassen sich von reichstrahligen, mit kurzem und wenigzelligem Stiel versehenen Büschel- oder Sternhaaren ableiten, deren Strahlzellen dünn- bis dickwandig sind. Als bemerkenswerte Abänderungen finden sich schülferchenartige Trichome bis typische Schildhaare, bei welchen die Strahlzellen, wie in den Sternhaaren, in einer Ebene liegen und bis auf längere oder kürzere Spitzen der Länge nach miteinander verwachsen sind (so bei *P. Zenkeri* Engl., Zenker n. 3779, Kamerun, Herb. Monac., am Blatt spärlich, reichlich an den Infloreszenzachsen), dann schülferchenartige Trichome bis typische Schildhaare, die sich auf Büschelhaare zurückführen lassen und bei denen die nach oben gerichteten, zwischen den Strahlzellen der Schildfläche sich mehr oder weniger einkeilenden Strahlzellen sehr kurz sind und so ein dem Schild aufgesetztes, mehr oder weniger reichzelliges, zuweilen auf ein paar Zellen reduziertes, sogenanntes „oberes Schülferchen“ bilden (an dem Blattbruchstück des Originals von *P. macrophyllus*, Fig. 2a, und am Blatt von *P. macrophyllus* var. *brevipetiolulatus)*, sowie reichstrahlige Büschelhaare von dem Aussehen eines locker gebundenen Straußes, in welchen die Strahlzellen aufeinander hinaufgerückt sind, mit Übergängen bis zu kurzen Kandelaberzotten (die letzten namentlich an der Infloreszenzachse von *P. edulis* Don). Einfache einzellreihige Deckhaare, die Guillaumin für *P. edulis* im Journ. de botan. zeichnet, habe ich nur ganz vereinzelt unter den mit der Nadel abgenommenen Haaren der Infloreszenzachse des Zenkerschen Materials von *P. macrophyllus* gesehen; ob sie nicht bloß Haarstrahlen sind, steht dahin. Die kombinierten Haarformen auf der Blattunterseite der Zenkerschen Pflanzen von *P. macrophyllus*, die dort den überwiegenden Teil der Behaarung bilden, leiten sich von Büschel- oder Sternhaaren, die nebenher vorkommen, ab, indem bei diesen 1—4 Strahlzellen durch einzellreihige Drüsenhaare mit 1—2 dünnwandigen Endzellen ersetzt sind. Dabei haben

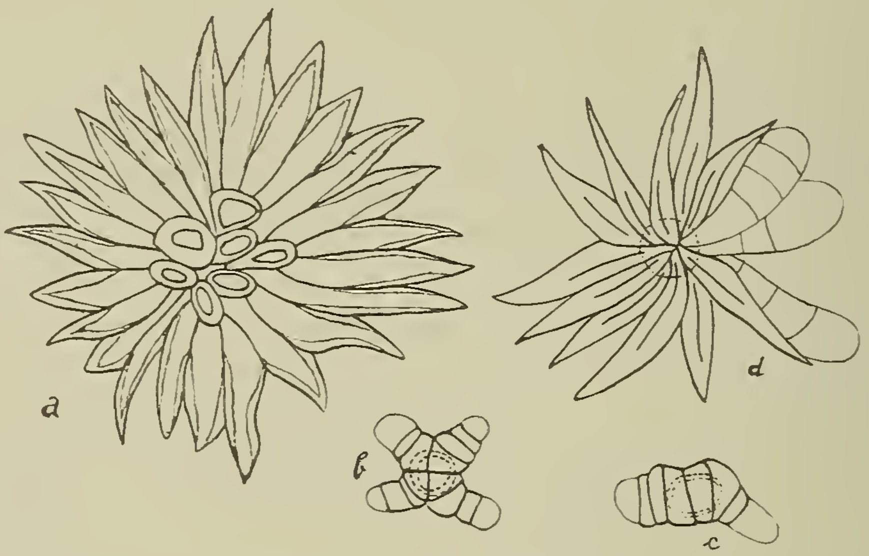


Fig. 2. *a—c Pachylobus macrophyllus*, Original von Mann; *d P. Zenkeri*.

die Haargebilde ein verschiedenes Aussehen: die weitlumigen und nicht sehr dickwandigen Strahlzellen sind länger und zugespitzt oder kürzer und dann meist abgerundet; ihre Zahl ist eine verschieden große; sehr selten zeigt ein Haarstrahl eine Querwand. Unsere Figur 1 zeigt die verschiedensten Typen solcher Büschel- und Sternhaare bis schülferchenartiger Haarkörper, zum Teil mit Drüsenhaaren kombiniert. Eine besondere Hervorhebung verdienen unter ihnen die zweiarmigen Trichome, bei denen ein Arm oder beide Arme mit einem einzelligen Drüsenköpfchen endigen. Selbständige, von Deckhaaren unabhängige Drüsenhaare habe ich an den Blättern der Zenkerschen Pflanzen nicht wahrgenommen, dagegen nicht spärlich an den Infloreszenzachsen, dort neben Büschelhaaren, die zuweilen und dann meist an der Basis des Strahlenkopfes „Drüsenhaarstrahlen“ aufweisen. Die selbständig auftretenden Drüsenhaare sind ebenfalls einzellreihig mit 1—2 dünnwandigen, drüsigen Endzellen bis keulenförmig, dann auch mit einer oder der anderen Längswand im drüsigen Endteil. An dem Blattbruchstück des Originals von *P. macrophyllus* beobachtete ich häufig zwei- und vierarmige Haargebilde, deren von einer Zellenreihe gebildete Arme mit einer Drüsenzelle abschließen (Fig. 2, b—c), sowie Schildhaare, an deren Stiel dicht unter dem Schild 2 – 4 einzellreihige Drüsenhaare entspringen, auch mehr sternhaarartige Haargebilde mit Drüsenhaarstrahlen in der Ebene der Strahlzellen; bei *P. macrophyllus* var. *brevipetiolulatus* den eben genannten sehr ähnliche Haarformen, nämlich zwei-, drei-, vier- und fünfarmige Drüsenhaare mit der beschriebenen Struktur, außerdem solche mehrstrahlige, bei denen an Stelle eines Drüsenhaarstrahls ein verkümmerter Arm in Form einer einzelnen abgerundeten Zelle entwickelt ist, typische Schildhaare mit mehreren Drüsenhaarstrahlen dicht unter dem Schild, und

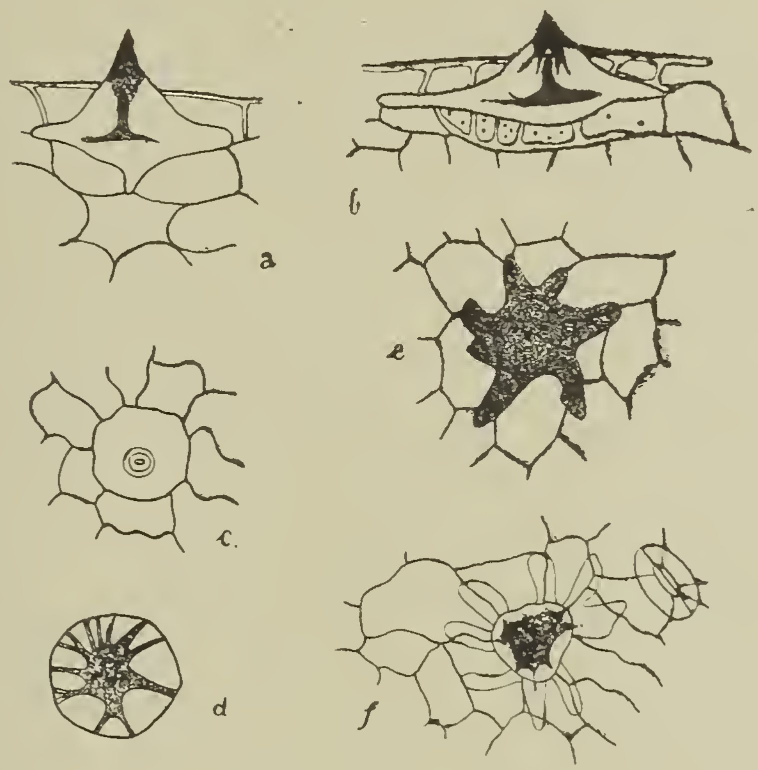


Fig. 3. *Pachylobus macrophyllus: a—d* Pflanze von Zenker, *e—f* Original von Mann.

schließlich sternhaarartige Gebilde mit 1 oder mehr Drüsenhaarstrahlen. Auch bei den beiden andern von mir geprüften Pachylobus-Arten fehlen die kombinierten Haarformen nicht. Bei *P. Zenkeri* sah ich auf der fast kahlen Blattunterseite einzelne Schülferchen (Fig. 2, d), in welchen 1—3 Haarstrahlen durch Drüsenhaare ersetzt sind, eben solche neben reich- bis ärmerstrahligen schülferchenartigen Trichomen, diese dabei mitunter mit Drüsenhaarstrahlen unter dem Schild, auch an der Infloreszenzachse. Die gleich wie bei *P. macrophyllus* und *Zenkeri* stark behaarten Blütenstandsachsen von *P. edulis* (Zenker n. 2898 und 1673, Kamerun, Herb. Monac.) zeigen hin und wieder Kombinationen der büschelhaarartigen Trichome mit den Drüsenhaaren, die häufig an der Basis des Strahlenkopfes entspringen; unabhängige Drüsenhaare traf ich daneben vereinzelt bei dem Exemplar Zenker n. 2898 an.

An zweiter Stelle sind die papillös ausgebildeten, in Figur 3 abgebildeten Idioblasten („Papillenhaare") zu besprechen, die unter den von mir untersuchten Arten nur bei *P. macrophyllus* und dessen Varietät *brevipetiolulatus* vorkommen und die rauhe Beschaffenheit der Blattunterseite („minutely scaberulous beneath" bei Oliver in Flora of Trop. Africa. I. p. 328) verursachen. Ihre Zahl ist eine außerordentlich große. Sie stellen vergrößerte Epidermiszellen der Blattunterseite dar, welche in das Schwammgewebe eindringen, in der Flächenansicht bei tiefer Einstellung einen runden Umriß (Fig. 3, d) oder, meist, einige nicht sehr lange abgerundete wurzelartige, in der Regel parallel zur Blattfläche verlaufende Fortsätze zeigen (Fig. 3, a—b u. f), wodurch sie dann wie verankert erscheinen, und mit einer ganz kurzen hyalinen und harten kegelförmigen Spitze über die Blattfläche hervortreten. Der in das Blattgewebe eingesenkte Teil zeigt in der Flächenansicht einen steinzellenartigen Charakter; das Lumen erscheint bei tiefer Einstellung ziemlich weit; die Wände sind dick, im Wasserschnitt farblos, in dem mit Javellescher Lauge gebleichten gelb, gemäß der Rotfärbung durch Phloroglucin und Salzsäure verholzt und parallel zur Blattfläche von einfachen oder wenig verzweigten Tüpfelkanälen durchzogen. Nach oben gegen die Spitze des Idioblasten zu verschmälert sich das Lumen in einen Kanal. Die helle massive Spitze ist verkieselt und besitzt häufig eine mehr oder weniger deutliche Schichtung. Die dicht unter den Idioblasten gelegenen Mesophyllzellen haben oft stärker verdickte und verholzte Wände. An dem Originalmaterial von *P. macrophyllus* traf ich zuweilen Idioblasten an, die ihre Wände nicht verdickt haben und deren weites Lumen ganz mit Kieselsäure ausgefüllt war (Fig 3, e).

Die Verkieselung der Idioblasten-Spitzen wurde durch die mikroskopische Untersuchung des Rückstandes, der beim Erhitzen von Blattstückchen mit konzentrierter Schwefelsäure und nachherigen Glühen übrig blieb, festgestellt, und weiter durch die bebekannte Aufhellungsmethode mit kristallisiertem Phenol. Mit Hilfe der beiden Methoden ergab sich noch, daß auch die unter den Spaltöffnungen gelegenen Schwammgewebezellen nicht selten verkieselte Wände haben, daß Kieselfüllungen in Schwammgewebezellen und

Epidermiszellen beider Blattseiten, besonders der Unterseite vorkommen, zuweilen auch verkieselte Stomata und verkieselte Zellwände in der oberseitigen Epidermis, auch (im Exemplar von Mann) Kieselfüllungen in den Endtracheen der Nervenleitbündel, und, vor allem, daß auch die Spitzen der Strahlzellen der Büschel- und Sternhaare, und zwar insbesonders der dickwandigen, aber zuweilen auch der dünnwandigen Strahlzellen, sowie der Schildhaare und deren oberen Schülferchen verkieselt sind. Diese Resultate veranläßten mich, auch Blätter und Haare der anderen Arten auf die Verkieselung zu prüfen. Die Ergebnisse waren: bei *P. Zenkeri* konstatierte ich Verkieselung von Spaltöffnungen mit Nebenzellen und besonders in den Spitzen der Strahlzellen der Schülferchen; bei *P. edulis* verkieselte Zellen in der unterseitigen Epidermis, verkieselte Spaltöffnungsapparate, verkieselte Zellen an den Nervenendigungen, kleine Kieselkörper in den Zellen des Schwammgewebes, verkieselte Strahlenspitzen der Büschelhaare.

Zu der Aufhellungsmethode von Küster (Bot. Centralbl. LXIX. 1897. p. 46) möchte ich an dieser Stelle bemerken, daß sie in ihren wesentlichen Stücken schon von Grob bei seinen Untersuchungen über die Anatomie der Gramineenblätter (Bibl. bot. H. 36. 1896. p. 14—15) verwendet wurde, weil dies in den im vergangenen Jahr erschienenen Handbüchern der Mikrochemie von Tunmann (p. 102) und Molisch (p. 70) nicht angeführt ist. Im Anschluß daran mag weiter bezüglich der von Molisch in der Mikrochemie (p. 75 u. Fig. 26) beschriebenen Kieselkörper der *Angiopteris evecta* Hoffm. in Erinnerung gebracht sein, daß diese schon vor ihm Radlkofer (Sitz.-Ber. d. München. Akad. XX. 1890. p. 126), dann auch Poirault (Ann. sc. nat. Sér. 7. T. XVIII. 1893. p. 241) und Giesenhagen (Flora. 1899. p. 75—76) gesehen haben (s. auch Bitter in Engler-Prantl, I. Teil. 4. Abt. 1900. p. 431). Die letztgenannten haben die Kieselkörper auch für *Marattia fraxinea* L., *M. Brongniartii* und das neue Genus *Archangiopteris* angegeben, hingegen ihr Fehlen bei *Kaulfussia* und *Danaea*. Nach eigener gelegentlicher Untersuchung finden sich die Idioblasten mit den Kieselkörpern auch bei der im Erlanger Garten kultivierten *M. alata* Sm., und zwar in beiden Epidermisplatten, besonders in der unterseitigen; in einem mir durch Herrn Loher-Manila zugekommenen Blatt von *Kaulfussia aesculifolia* Bl. sah ich keine Kieselkörper.

Die oben beschriebenen Papillenhaare stehen in ihrer speziellen Struktur einzig da. Mit den Papillenhaaren der Moraceen (s. insbesonders Renner, in Engler, Bot. Jahrb. XXXIX. 1906. p. 334 sqq.) besteht nur eine oberflächliche Ähnlichkeit. Als Gegenstück zu ihnen und den an der Spitze verkieselten Strahlzellen der Büschel-, Stern- und Schildhaare führe ich die als Stachelhaare oder Scheinschülferchen bezeichneten rudimentären Haargebilde an, welche bei bestimmten Dilleniaceen vorkommen und aus einer Gruppe dickwandiger und verkieselter papillöser Epidermiszellen bestehen (s. Syst. Anatomie. Hauptband. p. 26 u. Fig. 2, B—C) und die gleichbeschaffenen Zellen im Mittelfeld der Schildhaare von *Hibbertia lepidota* R. Br. (ebendort Fig. 2, D—E). Im übrigen besitzen nach neuerlicher Prüfung auch die in Fig. 2, A abgebildeten Stern- und Büschelhaare der *H. furfuracea* Benth. verkieselte Wandteile und besonders verkieselte Spitzen.

Ich komme nun an dritter Stelle auf die Schleimzellen von *Pachylobus* zu sprechen. Verschleimte Epidermiszellen gibt Guillaumin für *P. edulis* und *Büttneri* Engl. auf der Blattoberseite, für *P. Osika* Guill. in der beiderseitigen Blattepidermis an. Ich beobachtete sie bei *P. edulis,* dessen Blattepidermiszellen beiderseits geradlinige oder doch nur schwach gebogene Seitenränder haben, während sie bei *P. macrophyllus* fehlen und ebenso bei *P. Zenkeri,* wo die Epidermiszellen beiderseits, besonders oberseits, und abgesehen von den kranzartig angeordneten Nebenzellen der Schließzellenapparate auch unterseits kleingewellte Seitenränder und deutliche Randtüpfel und außerdem oberseits noch dünne Vertikalwände aufweisen. Dagegen sind von mir bei den sämtlichen Materialien der drei von mir untersuchten Arten verschleimte Zellen in dem Grundgewebe der Seitennerven erster Ordnung und bei allen, abgesehen von dem in nur einem kleinen Blattstückchen vorliegenden Originalmaterial von *P. macrophyllus,* auch in dem Grundgewebe des Mittelnerven der Fiederblättchen angetroffen worden. Sie finden sich in dem äußeren, den Leitbündelring umschließenden Grundgewebe der Seitennerven erster Ordnung, zuweilen *(P. Zenkeri)* auch im inneren markartigen Gewebe dieser Nerven, sowie in dem inneren und äußeren Grundgewebe der Mittelrippen der Fiederblättchen. Sie liegen einzeln oder in Gruppen beisammen. Bald erscheint im Querschnitt die Zellwand allseitig verschleimt bis auf ein größeres oder kleineres Zellumen, bald nur ein Wandteil, wie auch besonders deutlich die Einwirkung von Alkohol und nachherige Quellung der zusammengezogenen Schleimmembran bei Wasserzufuhr zeigt. Amyloidreaktion gibt der Schleim nicht.

Zum Schluß will ich noch auf einige nicht unwesentliche Abweichungen in der Blattstruktur des von mir geprüften Materials von *P. macrophyllus* hinweisen, die sich ohne Einsichtnahme des vollständigen Originalmaterials von Mann nicht erklären lassen. Es ist auffallend, daß die var. *brevipetiolulatus* Engl., deren Blattstielchen nur 1—1,2 cm messen, in bestimmten anatomischen Verhältnissen mit dem Blattstückchen der Mannschen Originalpflanze, deren Blattstielchen nach Oliver eine Länge von $^1/_2$—1 Zoll (= 1,25—2,5 cm) erreichen, übereinstimmt, während sich das Zenkersche Material, das mit einer Blattstielchen-Länge von 1,5—2 cm sich dem Mannschen Original anschließt, abweichend verhält. Die beiden zuerst genannten Materialien haben gleiche Behaarung, vor allem Schildhaare (s. oben), während bei dem Zenkerschen der Stern- und Büschelhaartypus vorwaltet. Etwas verschieden ist weiter die Beschaffenheit der oberseitigen Blattepidermis. Die Zellen derselben zeigen bei den beiden zuerst genannten Materialien gewellte bis geradlinige Seitenränder je nach höherer oder tieferer Einstellung des Flächenschnittes und ebene dicke Innenwände, bei der Zenkerschen Pflanze deutlich gewellte Seitenränder und ziemlich deutliche Randtüpfel, sowie konvex in das Mesophyll vorspringende, wenig verdickte Innenwände.

Erlangen, im März 1914.

28 JUL. 1914

1915

Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben
von
Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm
in Berlin.

Band XXXII.

Erste Abteilung:
Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 2.

1915
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Ausgegeben am 15. Februar 1915.

Inhalt.

Seite

Wisselingh, Über den Nachweis des Gerbstoffes in der Pflanze und über seine physiologische Bedeutung. Mit 2 Tafeln . . . . 155—217

Heusser, Die Entwicklung der generativen Organe von *Himantoglossum hircinum* Spr. (= *Loroglossum hircinum* Rich.). Mit 29 Abbildungen im Text . . 218—277

Mayr, Hydropoten an Wasser- und Sumpfpflanzen. Mit 13 Abbildungen im Text . . . . 278—371

Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte. Preis des Bandes **M. 16.—.**

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Geh. Regierungsrat Professor Dr. O. Uhlworm, Berlin W., Hohenzollerndamm 4, mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt“ erbeten.

Über den Nachweis des Gerbstoffes in der Pflanze und über seine physiologische Bedeutung.

Von

C. van Wisselingh, Groningen.

Mit Tafel IV und V.

Einleitung.

Mehrere Forscher, unter anderen Czapek[1]) in seiner Biochemie der Pflanzen, Dekker[2]) in seiner Botanisch-chemischen Monographie der Tanniden, Noll[3]) in Strasburgers Lehrbuch der Botanik, haben behauptet, daß die vielen Untersuchungen über die Physiologie der Gerbstoffe bis jetzt nur wenige Resultate von Bedeutung geliefert haben und daß es noch gar nicht feststeht, welche Funktion sie in der Pflanze erfüllen.

Zu dem Studium der physiologischen Bedeutung der Gerbstoffe haben die Botaniker bis jetzt nur höhere Pflanzen gewählt. Da die Untersuchung bei diesen Pflanzen so wenig befriedigende Resultate geliefert hat, habe ich erwogen, ob vielleicht bei niederen Pflanzen positivere Angaben für die Lösung des Problems erzielt werden könnten.

Für das Studium der komplizierten Lebensprozesse und der physiologischen Bedeutung der chemischen Bestandteile haben meiner Meinung nach einige niedere Pflanzen gewisse Vorteile vor höheren mit so viel komplizierterer Struktur voraus. Besonders geeignet zu einem derartigen Studium sind die dickeren Arten der Gattung *Spirogyra*, z. B. *Spirogyra maxima* (Hass.) Wittr. (Fig. 1), welche ich für meine Untersuchung benutzt habe.

---

[1]) Czapek, F., Biochemie der Pflanzen. Bd. II. p. 576.

[2]) Dekker, J., De looistoffen. Bot.-chem. monographie der tanniden. 1908. D. I. p. 197 u. 210.

[3]) Strasburger, Lehrbuch der Botanik. 8. Aufl. 1906. p. 190.

Die Vorteile, welche genannte Alge vor höheren Pflanzen voraus hat, sind folgende: Stückchen der Fäden kann man mikroskopisch untersuchen, ohne sie zu töten oder ihnen zu schaden, und die Veränderungen in den Zellen kann man an der lebenden Pflanze studieren. Sie eignen sich sehr zu allerlei Versuchen. Man kann mit ihnen, weil sie nicht zu klein sind, leicht hantieren, und zu mikroskopischen Untersuchungen sind sie nicht zu dick. Die verschiedenen Bestandteile des Protoplasten lassen sich unter dem Mikroskop leicht beobachten. Wie bei einzelligen Algen ist sehr wahrscheinlich auch bei *Spirogyra* eine Wanderung von Nahrungsstoffen von der einen Zelle in die andere ausgeschlossen. Diesen wichtigen Faktor, den man bei höheren Pflanzen berücksichtigen muß, kann man bei *Spirogyra* meistens außer Betracht lassen.

Durch Zentrifugieren¹) kann man allerlei Abweichungen erhalten, wie mehrkernige Zellen, kernlose Zellen, Zellen mit viel und wenig Chromatophorenmasse und sogar chromatophorenfreie Zellen. Dadurch ist man unter anderem im Stande, die Assimilation, die Aufnahme von Kohlenstoff mittels der Chromatophoren aus dem Kohlensäureanhydrid der Atmosphäre unter dem Einfluß des Lichts, aus dem Lebensprozeß zu eliminieren. Bei *Spirogyra* hat man Gelegenheit, eine Anzahl vergleichender Versuche anzustellen, die man bei höheren Pflanzen nicht anstellen kann, und da man bei diesen Versuchen bestimmte Faktoren ausschließen oder eliminieren kann, können andere mit besserem Erfolg studiert werden.

Bei der Wahl von *Spirogyra* als Objekt für die Untersuchung über die physiologische Bedeutung des Gerbstoffes erhob sich die Frage, ob diese Alge in der Tat Gerbstoff enthält. Auf Grund verschiedener mikrochemischer Gerbstoffreaktionen nimmt man das an. Den Stoff, welcher gerbstoffähnlich ist, hat man bei *Spirogyra* jedoch noch nicht aus der Pflanze abgeschieden und deshalb noch nicht makrochemisch untersucht.

Auch muß man berücksichtigen, daß die Ansichten über das, was man unter Gerbstoff verstehen muß, nicht immer miteinander übereinstimmen. Früher wurde alles, was in den Zellen durch Ferrisalze blau oder grün gefärbt wurde, von den Botanikern Gerbstoff genannt.²) Dieses hat Veranlassung gegeben zu Verwechselungen mit anderen Stoffen und zu der Ansicht, daß der Gerbstoff ein allgemein verbreiteter Pflanzenbestandteil sei. Im Pflanzenreiche kommen aber Stoffe vor, die verschiedene chemische Reaktionen mit Gerbstoffen gemein haben aber nicht zu der Gruppe der Gerbstoffe gerechnet werden können. Oft sind Stoffe als Gerbstoffe beschrieben worden, während es sich später zeigte, daß keine Gerbstoffe vorlagen, was unter anderen der Fall war mit der von

---

¹) van Wisselingh, C., Zur Physiologie der Spirogyrazelle. (Beih. z. Bot. Centralbl. Abt. I. Bd. XXIV. 1908. p. 143 ff.)

²) Dekker, J., l. c. D. I. p. 197 u. 210.

Gorter[1]) untersuchten Chlorogensäure, dem sogenannten Kaffeegerbstoff. Dieses mahnt selbstverständlich zur Vorsicht.

Reinitzer[2]) ist auf Grund seiner Untersuchungen zu der Ansicht gekommen, daß der Gerbstoffbegriff ein Unding sei, das aus der Gerberei in die Wissenschaft gekommen ist. Der Name Gerbstoff muß nach ihm aus der Wissenschaft verschwinden. Dieser Vorschlag hat aber keinen Eingang gefunden. Besonders ist Waage[3]) demselben entgegengetreten. Im Zusammenhang mit dieser Frage bemerkt Dekker[4]) mit Recht in seiner botanisch-chemischen Monographie der Tanniden, daß es ganz gewiß Pflanzenstoffe gibt, die durch gemeinschaftliche charakteristische Eigenschaften sich scharf von anderen Kohlenstoffverbindungen unterscheiden, unter anderem durch die Eigenschaft, mit Eiweiß in Wasser unlösliche Verbindungen zu bilden, und dadurch tierische Haut in Leder zu verwandeln, weiterhin durch den herben, zusammenziehenden Geschmack, durch das Vorkommen vieler Phenolhydroxylgruppen im Molekül und durch die Fähigkeit, Alkaloide in wässerigen Lösungen zu präzipitieren. Diese Körper müssen in eine besondere Gruppe vereinigt werden, und so lange ihre chemische Struktur nicht erschöpfend erklärt ist, darf man die Gruppe nicht zerbröckeln.

Einige Forscher, unter anderen Reinitzer[5]) und Braemer[6]), behaupten, daß man eine Gruppe von Pflanzenstoffen physiologisch nicht studieren kann, so lange die chemische Kenntnis noch unvollständig ist. Waage[7]) ist, nach meiner Meinung mit Recht, damit nicht einverstanden. Es versteht sich, daß man, wenn man Untersuchungen über die physiologische Bedeutung der Gerbstoffe anstellt, jedenfalls mit allen zu Diensten stehenden Hilfsmitteln feststellen muß, ob die benutzten Pflanzen in der Tat Körper enthalten, die zur Gruppe der Gerbstoffe gehören, und daß eine Verwechslung mit anderen Stoffen ausgeschlossen ist. Darum habe ich bei *Spirogyra* der mikrochemischen Untersuchung eine große Ausdehnung gegeben. Über 60 Stoffe habe ich bei dieser Untersuchung als Gerbstoffreagenzien benutzt, und durch vorläufige makrochemische Versuche mit verschiedenen Gerbstoffen habe ich ohne Ausnahme zuvor ihren Wert als Gerbstoffreagenzien festgestellt.

Nach der mikrochemischen Untersuchung gelang es mir, gesundes und reines Spirogyra-Material in ziemlich großer Quantität zu finden, was eine willkommene Gelegenheit bot zu der Bereitung einer geringen Quantität von Spirogyragerbstoff, so daß ich mit diesem auch makrochemische Versuche anstellen und die Resultate der mikrochemischen Untersuchung einer schärferen Kontrolle unterziehen konnte. Ohne Ausnahme waren die Resultate der mikrochemischen und makrochemischen Untersuchung positiv, so daß ich mich der allgemeinen Meinung anschließe, daß *Spirogyra* eine gerbstoffhaltige Pflanze ist.

---

[1]) Gorter, K., Beiträge zur Kenntnis des Kaffees. (Bull. du départem. de l'agricult. aux Indes Néerl. No. XIV. 1907 u. No. XXXIII. 1910; Liebig's Ann. d. Chem. Bd. 372. 1910. p. 237 u. Bd. 379. 1910. p. 110; Arch. d. Pharm. Bd. 247. H. 3. 1909. p. 184.)

[2]) Reinitzer, F., Bemerkungen zur Physiologie des Gerbstoffes. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. VII. 1889. p. 187.)

[3]) Waage, Th., Die Beziehungen des Gerbstoffes zur Pflanzenchemie. (Pharm. Zentralbl. f. Deutschl. N. F. Jahrg. XII. 1891. No. 18. p. 247.)

[4]) l. c. 1908. D. I. p. V; D. II. p. 66; D. I. p. 211 u. 212.

[5]) l. c.

[6]) Braemer, L., Les tannoïdes. 1890–91. (Ref. Bot. Centralbl. Jahrg. XII. Bd. 47. 1891. p. 275.)

[7]) l. c.

Die Untersuchung mit Gerbstoffreagenzien hatte doppelten Zweck. Ich wünschte nicht nur nachzuweisen, daß *Spirogyra* in der Tat Gerbstoff enthält, sondern beabsichtigte auch, die Einwirkung der Reagenzien in ihren Einzelheiten kennen zu lernen, um eine Methode zu finden, die für das Studium der physiologischen Bedeutung des Gerbstoffes geeignet sein würde.

Über den Nachweis des Gerbstoffes bei Spirogyra.

Ältere Methoden. Bei den höheren Pflanzen haben die Forscher, die das physiologische Gerbstoffproblem studiert haben, verschiedene Methoden angewendet. Von den vielen Stoffen, die mit Gerbstoffen Färbungen oder Präzipitate geben, waren es besonders Ferrisalze und Kaliumbichromat, denen die Forscher den Vorzug gaben. Besonders ist Kaliumbichromat, das mit Gerbstoffen ein rotbraunes oder gelbrotes Präzipitat bildet, sehr oft benutzt worden, unter anderen von Schroeder[1]), Schell[2]), Kutscher[3]), Rulf[4]), Schulz[5]), Moeller[6]) und Büsgen[7]). Kutscher entwarf eine kolorimetrische Tabelle mit 8 verschiedenen Farbenabstufungen. Diese Tabelle diente zur Bestimmung der Stärke der Niederschläge. Kraus[8]) bestimmte die Quantität des Gerbstoffes durch Titrieren mit Kaliumpermanganat, oder er präzipitierte den Gerbstoff mit Kupferazetatlösung und wog das gefällte Kupfer als Kupferoxyde. Die titrimetrische Bestimmung mit Kaliumpermanganat wendete auch Rulf[9]) an.

---

[1]) Schroeder, J., Die Frühjahrperiode der Birke *(Betula alba* L.) und der Ahorn *(Acer platanoides* L.). (Die landwirtsch. Versuchs-Stat. Bd. XIV. 1871. p. 140.)

[2]) Schell, J., Physiologische Rolle der Gerbsäure. Kasan 1874. [Russisch.] (Bot. Jahresber. Jahrg. III. 1875. p. 873.)

[3]) Kutscher, Emil, Über die Verwendung der Gerbsäure im Stoffwechsel der Pflanze. (Flora. Jahrg. 66. 1883. p. 38 u. 39.)

[4]) Rulf, P., Über das Verhalten der Gerbsäure bei der Keimung der Pflanzen. (Zeitschr. f. Naturw. Halle. Bd. CLVII. 4. Folge. Bd. III. 1884. p. 42.)

[5]) Schulz, E., Über Reservestoffe in immergrünen Blättern unter besonderer Berücksichtigung des Gerbstoffes. (Flora. 1888. p. 227.)

[6]) Moeller, Hermann, Anatomische Untersuchungen über das Vorkommen der Gerbsäure. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. VI. 1888. p. LXVI.)

[7]) Büsgen, M., Beobachtungen über das Verhalten des Gerbstoffes in den Pflanzen. (Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 24. N. F. Bd. 17. 1890. p. 13.)

[8]) Kraus, G., Grundlinien einer Physiologie des Gerbstoffes. 1889. p. 61.

[9]) l. c. p. 42.

Über den mikrochemischen Nachweis überhaupt. Bei dem Nachweis von Gerbstoff in der Pflanze muß man mehrere Faktoren berücksichtigen, die man beim Reagieren in vitro außer Betracht lassen kann. Man beabsichtigt natürlich die Nachweisung des Gerbstoffes an der Stelle, wo er sich in der lebenden Pflanze befindet. Nicht alle Reagenzien entsprechen aber dieser Forderung. Es kommt oftmals vor, auch bei *Spirogyra*, daß nicht der Zellsaft, der Sitz des Gerbstoffes, die Reaktion zeigt, sondern der Kern, die Chromatophoren- und die Zellwand, bei *Spirogyra* z. B. die Scheidewände. Diese Resultate haben die Forscher auf Irrwege geführt. Hugo de Vries[1]) hat besonders darauf hingewiesen und dadurch, daß er bei *Spirogyra* vor der Einwirkung der Gerbstoffreagenzien abnormale Plasmolyse hervorrief, gezeigt, daß der Gerbstoff sich im Zellsaft findet.

Bei der abnormalen Plasmolyse zieht die große Vakuole sich zusammen; der Zellsaft, der von einer Plasmaschicht umgeben ist, bildet mitten in der Zelle eine Kugel; die Chromatophoren befinden sich an der Zellwand und auch der Kern geht dahin. Die Vakuole mit umgebender Plasmaschicht bleibt gewöhnlich länger am Leben als der übrige Zellinhalt. Wenn man Gerbstoffreagenzien hinzufügt, so passieren dieselben erst die Zellwand, darauf das an der Wand liegende Plasma, in dem die Chromatophoren und der Kern sich befinden, und zuletzt dringen sie durch die Plasmaschicht, die den Zellsaft umgibt, der mit den obengenannten Reagenzien dann sehr hübsch die Gerbstoffreaktionen zeigt. Die Plasmaschicht und der Zellsaft werden von den eindringenden Reagenzien getötet.

Besonders merkwürdig bei der Einwirkung der Gerbstoffreagenzien nach der Methode von de Vries ist, daß der Zellsaft, welcher den Gerbstoff enthält, von einer lebenden Plasmaschicht umgeben ist. So lange das Plasma lebendig ist, läßt es keinen Gerbstoff passieren. Tötet man aber einen Spirogyrafaden durch schwache Erwärmung, so geht der Gerbstoff bald durch die Plasmaschicht und die Zellwand und verbreitet sich im umgebenden Wasser. Im Zellsaft kann man dann keinen Gerbstoff mehr nachweisen, während der Protoplast, der Gerbstoff absorbieren kann, bisweilen eine schwache Reaktion zeigt. So lange die Plasmaschicht, die nach abnormaler Plasmolyse den Zellsaft umgibt, am Leben bleibt, können der Kern, die Chromatophoren und die Zellwand keinen Gerbstoff absorbieren. Die eindringenden Gerbstoffreagenzien töten die Plasmaschicht, aber kommen dann sofort in Kontakt mit dem Zellsaft, in dem sie die Gerbstoffreaktionen hervorrufen.

Daß die Methode von de Vries so ausgezeichnete Resultate erzielt, muß besonders der Isolierung der lebendig bleibenden Vakuole zugeschrieben werden. Findet diese Isolierung nicht statt, wirken nämlich die Gerbstoffreagenzien ohne vorhergehende abnormale Plasmolyse unmittelbar auf die lebenden Spirogyren ein, so werden bei Anwendung giftiger Reagenzien die Protoplasten getötet. Das Absterben der Protoplasten findet dann auf ganz andere Weise statt als bei abnormaler Plasmolyse. Die Protoplasten werden nämlich im ganzen getötet. Wenn die dem Leben schädliche Wirkung zuerst sich geltend macht und danach die Gerbstoffreaktion eintritt, so wird nach geringem Eindringen des Reagens in die Zelle der Protoplast getötet, und bevor es in genügender Quantität vorhanden ist, um den Gerbstoff zu fällen, ist dieser aus der Vakuole heraus. Ein Austritt aus der Zelle wird meist von dem eindringenden Reagens verhindert, und der Gerbstoff wird dann besonders von dem Protoplasten absorbiert. Wenn danach die Gerbstoffreaktion erscheint, zeigt nicht der Zellsaft die Reaktion, sondern der Protoplast, besonders der Kern und die Chromatophoren. Auch die Zellwand, besonders die Scheidewand, zeigt bisweilen Gerbstoffreaktion.

---

[1]) de Vries, Hugo, Over looistofreactiën van *Spirogyra nitida*. (Maandbl. voor Natuurwetensch. 1885. No. 7 u. 8.)

Wenn ein Reagens obschon dem Leben schädlich, die Gerbstoffreaktion bald hervorruft, d. h. nicht einige Momente nach dem Absterben des Protoplasten, sondern gleichzeitig hiermit oder eher, so können mit demselben befriedigende Resultate erzielt werden. Die Reaktion erscheint dann an der Stelle, wo der Gerbstoff sich in dem lebendigen Objekt befindet. Im letzteren Falle können die Reaktionen mit abnormaler Plasmolyse nach der Methode von de Vries kombiniert werden, wodurch die Lokalisation des Gerbstoffes noch deutlicher demonstriert wird, aber ein Erfordernis zur Vorbeugung falscher Resultate ist es nicht. Aus obigem geht hervor, daß man bei der Bestimmung der Lokalisation des Gerbstoffes in der Pflanze besonders die Giftigkeit der Reagenzien berücksichtigen muß.

Ein anderer Faktor, auf den man acht geben muß, ist die Fähigkeit der Reagenzien, in die Zellwand und das Plasma einzudringen. Einige Stoffe dringen selbst nicht bis in die Zellen, und es sind besondere Kunstgriffe erforderlich, um sie als Gerbstoffreagenzien benutzen zu können. Andere Stoffe greifen die Zellwand an und dringen demzufolge sehr langsam ein. Wieder andere passieren sehr leicht die Zellwand und das Plasma. Je nachdem bleibt das Protoplasma dabei lange lebendig oder stirbt nach kurzer Zeit oder wird sehr bald getötet.

Es versteht sich, daß Stoffe, welche dem Leben unschädlich oder nur in geringem Maße schädlich sind und leicht die Zellwand und die Plasmaschicht passieren, besonders als Gerbstoffreagenzien in Betracht kommen müssen. Unter den gut 60 Stoffen, mit welchen ich den Gerbstoff bei *Spirogyra* nachgewiesen habe, habe ich in der Tat einige gefunden, die obengenannten Forderungen entsprechen.

Die Stoffe, welche zum Nachweis des Gerbstoffes bei *Spirogyra* in Betracht kommen, wurden einer vorläufigen Untersuchung unterzogen. Mit verschiedenen Gerbstofflösungen wurde versucht, ob sie als mikrochemische Gerbstoffreagenzien genügende Empfindlichkeit besaßen. In einigen Fällen wurde das Verhältnis zu Gallusgerbstoff, Eichenrindengerbstoff, Myrobalanengerbstoff, Eucalyptusgerbstoff, Katechugerbstoff und Kinogerbstoff studiert. Bald beschränkte ich mich auf Tannin oder Gallusgerbstoff, da es sich immer mehr zeigte, daß der Spirogyragerbstoff mit letzterem am meisten übereinstimmte. Als ich später eine genügende Quantität Gerbstoff aus *Spirogyra maxima* zur Verfügung hatte, wurden die Versuche mit Spirogyragerbstoff wiederholt.

Die Resultate, die ich bei *Spirogyra maxima* mit den verschiedenen Reagenzien erzielte, habe ich auf den folgenden Seiten angeführt:

Ferrisalze[1]. Wie in einer Lösung von Tannin rufen Lösungen von Ferrisalzen im Zellsaft von *Spirogyra* ein dunkelblaues oder schwarzes Präzipitat oder blaue Färbung hervor, wenn nämlich die Reaktionen unter gewissen Bedingungen stattfinden. Oft verursachen Lösungen von Ferrisalzen in Tanninlösungen nur dunkelblaue oder blauviolette Färbungen, ohne daß Niederschläge entstehen. Dies ist der Fall, wenn Lösungen von Ferrichlorid, Ferrisulfat, Ferriammoniumsulfat und Ferrizitrat mit Tanninlösungen gemischt werden. Bei diesen Versuchen wurden 1- und 10-proz. Tanninlösungen und meist 1- und 10-proz. Ferrisalzlösungen benutzt. Auch wenn 10-proz. Lösungen zusammengefügt werden, entstehen keine Niederschläge.

Ferriazetat verhält sich anders als die schon genannten Eisenverbindungen. Wenn die Lösungen nicht zu sehr verdünnt sind und Ferriazetat im Überschuß anwesend ist, wird das Tannin vollständig gefällt. Wenn man die Mischung stehen läßt oder zentrifugiert, bildet sich ein Bodensatz; die obenstehende Flüssigkeit ist farblos und mit Ferrisalz kann darin kein Gerbstoff mehr nachgewiesen werden. Das Präzipitat besteht aus häutigen Gebilden. Wenn Tannin im Überschuß anwesend ist, entsteht mit Ferriazetat eine blauviolette Lösung.

Die Resultate, die ich bei *Spirogyra* bei der mikrochemischen Untersuchung erhielt, entsprechen im allgemeinen den obenerwähnten. Um gute Resultate zu erreichen, ist es meistens nötig, daß man abnormale Plasmolyse hervorruft, was mit 10-proz. Kaliumnitratlösung geschehen kann.

Durch Ferriazetatlösung wird ein schwarzes Präzipitat in der kontrahierten Vakuole hervorgerufen. Das Präzipitat entsteht zuerst an verschiedenen Stellen an der Peripherie, wo das Reagens am ersten eindringt. Mit 10-proz. Ferrichloridlösung erhält man bisweilen ein ähnliches Resultat; gewöhnlich wird aber der Zellsaft blau gefärbt. Die blaue Farbe verbreitet sich allmählich in der umgebenden Flüssigkeit. Bei direkter Einwirkung der Lösungen von Ferrisalzen auf die Spirogyren bekommt man meistens unbefriedigende Resultate, nämlich Schwarzfärbung der Protoplasten, besonders der Kerne, und der Zellwand. Besonders mit verdünnten,

---

[1] Dekker, J., l. c. D. I. p. 197; D. II. p. 35. — Sanio, C., Einige Bemerkungen über den Gerbstoff und seine Verbreitung bei den Holzpflanzen. (Bot. Zeitg. 1863. p. 17.) — de Vries, Hugo, l. c.

z. B. 1-proz., Lösungen sind die Resultate schlecht; mit 10-proz. Lösungen, z. B. mit 10-proz. Ferrichloridlösung, bekommt man bisweilen ein besseres Resultat, nämlich Blaufärbung oder ein schwarzes Präzipitat im Zellsaft.

Die Ferrisalze dringen im allgemeinen langsam durch die Zellwand, die während der Einwirkung oft eigentümliche Modifikationen zeigt (Fig. 7). In 1-proz. Lösungen schwillt der äußere, zellulosefreie Teil der Zellwand auf; Blasen entstehen in der Zellwand, und zuletzt wird der äußere Teil oft ganz emporgehoben. Der Protoplast stirbt bald, wenn das Reagens in denselben eindringt. Dies gilt auch für die Vakuole, wenn man die Reagenzien nach abnormaler Plasmolyse einwirken läßt.

Durch Zerquetschen der Spirogyren in Ferrisalzlösungen erreicht man oft bessere Resultate als durch langsame Einwirkung dieser Lösungen. Der Zellinhalt wird durch Risse nach außen gepreßt. Bei den Rissen entstehen in Ferriazetatlösung schwarze Präzipitate und bei Benutzung von Ferrichloridlösung und anderen Ferrisalzlösungen tritt daselbst Blaufärbung auf, während die Protoplasten mit Inbegriff der Kerne und Chromatophoren keine schwarze oder blaue Farbe annehmen.

Kaliumbichromat[1]. Eine Kaliumbichromatlösung gibt mit einer Tanninlösung ein braunes, körniges Präzipitat. Eine gesättigte Lösung wird als mikrochemisches Gerbstoffreagens angewendet und ruft bei *Spirogyra* im Zellsaft ein Präzipitat hervor, das aus großen, durchscheinenden, braunen Körnern besteht. Die Protoplasten werden auch ein wenig braun gefärbt. Diese scheinen deshalb etwas Gerbstoff zu absorbieren. Nach vorhergehender abnormaler Plasmolyse mit 10-proz. Kaliumnitratlösung entsteht im Zellsaft ein ähnliches Präzipitat. Die Vakuolenwand wird auch braun gefärbt, aber im übrigen keine anderen Teile des Zellinhalts.

Osmiumsäure[2]. Osmiumsäurelösung gibt mit Tanninlösung ein schwarzes, körniges Präzipitat. Eine 1-proz. Lösung ruft bei *Spirogyra* im Zellsaft auch ein schwarzes, körniges Präzipitat hervor (Fig. 2). Nach vorhergehender abnormaler Plasmolyse zeigen die Vakuolen einen schwarzen, körnigen Inhalt.

Natriumvanadat[3]. Natriumvanadatlösung gibt mit Tanninlösung einen schwärzlichen Niederschlag. Ein ähnlicher Niederschlag entsteht auch bei *Spirogyra* im Zellsaft. Man kann das Reagens auf verschiedene Weise anwenden, z. B. zuerst mit 10-proz. Kaliumnitratlösung abnormale Plasmolyse hervorrufen und dann eine 10-proz. Kaliumnitratlösung zufügen, die etwas Natriumvanadat enthält. Auch kann man allein letztere Lösung oder eine 10-proz. Natriumvanadatlösung ohne Kaliumnitrat benutzen. In allen Fällen entsteht ein Niederschlag in der zusammengezogenen Vakuole.

---

[1] Sanio, C., l. c. p. 17. — Dekker, J., l. c. D. I. p. 199. — de Vries, Hugo, l. c. — Büsgen, M., l. c. p. 89.

[2] de Vries, Hugo, l. c.

[3] van Wisselingh, C., l. c. p. 181.

Uranylazetat und Uranylnitrat¹). Uranylazetat und Uranylnitrat verhalten sich zu Tannin verschieden. Eine 10-proz. Uranylazetatlösung gibt mit einer 1-proz. Tanninlösung ein braunes, häutiges Präzipitat, das in Essigsäure löslich ist. Eine 10-proz. Lösung von Uranylnitrat gibt mit einer 1- oder 10-proz. Tanninlösung nur eine braune Färbung und kein Präzipitat. Wird im letzteren Falle Natriumbikarbonat zugefügt, so erscheint auch ein braunes Präzipitat. Im Zusammenhang hiermit bemerke ich, daß die Uranylazetatlösung schwach alkalisch und die Uranylnitratlösung schwach sauer gegen Lackmus reagiert.

Obschon die Uranylsalze sehr langsam durch die Zellwand dringen, werden die Protoplasten bald getötet. Sie greifen die Zellwand an, insbesondere den äußeren Teil. Ähnliche Erscheinungen zeigen sich wie bei Anwendung von Ferrisalzen (Fig. 7). In 10-proz. Uranylnitrat- oder Uranylazetatlösung schwillt der äußere Teil der Zellwand auf, bildet Falten und wird bisweilen ganz aufgehoben. Nach einigen Stunden oder nach längerem Aufenthalt in 10-proz. Uranylazetatlösung sind die Protoplasten braun gefärbt, aber von einem Niederschlag in den Zellen ist meistens nichts zu entdecken. Nur in einzelnen Zellen konnte ich im Zellsaft eine Fällung beobachten.

Zerquetscht man die Spirogyren in Uranylazetatlösung, so wird der Zellinhalt nach außen gepreßt und durch Mischung des Zellsaftes mit dem Reagens entsteht sofort ein rotbraunes Präzipitat außerhalb der Zellen. 10-proz. Uranylnitratlösung, der etwas Natriumbikarbonat zugefügt ist, verhält sich in derselben Weise wie Uranylazetatlösung. Mit 10-proz. Uranylnitratlösung ohne Natriumbikarbonat wird nach einigen Stunden Braunfärbung der Protoplasten wahrgenommen. Wie man erwarten kann, entsteht beim Zerquetschen der Spirogyren in Uranylnitratlösung kein Präzipitat.

Ammoniummolybdat²). Eine Lösung von Ammoniummolybdat in konzentrierter Ammoniumchloridlösung ist als mikrochemisches Reagens für Gerbstoffe empfohlen worden. Eine 5-proz. Ammoniummolybdatlösung gibt mit einer Tanninlösung eine rotbraune Färbung. Wenn nachher eine 25-proz. Ammoniumchloridlösung zugefügt wird, so entsteht ein rotbrauner Niederschlag. Bei *Spirogyra* ruft 5-proz. Ammoniummolybdatlösung, wenn die Einwirkung durch schwache Erwärmung befördert wird, eine orangegelbe Färbung im Zellsaft hervor. Eine 25-proz. Ammoniumchloridlösung wirkt in hohem Maße wasserentziehend auf die Protoplasten ein und verursacht eine völlige Desorganisation der Vakuolen. Darum benutzte ich eine verdünntere Lösung. Mit einem Gemisch von gleichen Teilen 25-proz. Ammoniumchloridlösung, 5-proz. Ammoniummolybdatlösung und destilliertem Wasser erhielt ich gute

---

¹) Choay, E., Recherches anatomiques et physiologiques sur les Dryadées. [Thèse.] 1888. p. 125.

²) Gardiner, W., The generative occurrence of tannin in vegetable cells. (Proceed. Cambr. Philos. Soc. Vol. IV. VI. 1883. p. 387; Pharm. Journ. 1883—84. p. 588.) — Dekker, J., l. c. D. I. p. 199.)

Resultate. In den kontrahierten Vakuolen entstehen mit diesem Gemisch bei der Peripherie an einer oder mehreren Stellen schwere, orangebraune Präzipitate. Wenn die Vakuolewand reißt, bildet sich das Präzipitat innerhalb und außerhalb des Risses. Durch schwache Erwärmung kann die Reaktion befördert werden. Anstatt der Ammoniumchloridlösung kann auch 10-proz. Kaliumnitratlösung benutzt werden. Nachdem ich hiermit normale und abnormale Plasmolyse hervorgerufen hatte, fügte ich Ammoniummolybdatlösung zu. An einer oder mehreren Stellen bei der Peripherie bildete sich in der Vakuole ein orangebraunes Präzipitat. Durch schwache Erwärmung kann die Reaktion befördert werden.

Kaliumkarbonat und Natriumkarbonat[1]). Fügt man eine 1- oder 10-proz. Kaliumkarbonatlösung zu, so entsteht ein Präzipitat, das sowohl in einem Überschuß Kaliumkarbonatlösung als in einem Überschuß Tanninlösung löslich ist. Natriumkarbonat fällt Tannin nur, wenn konzentrierte Lösungen miteinander in Berührung kommen. Die Tanninlösungen werden durch Alkalikarbonate braun und nachher grün.

1- und 10-proz. Kaliumkarbonatlösung und 20-proz. Natriumkarbonatlösung rufen bei *Spirogyra* im Zellsaft Niederschläge hervor. Falls eine der zwei letzteren Lösungen benutzt wird, tritt gleicherzeit normale oder abnormale Plasmolyse ein.

Kalkwasser und Barietwasser. Kalkwasser und Barietwasser rufen in Tanninlösungen Fällungen hervor, die besonders im Kontakt mit der Luft eine grüne bis blaue Farbe annehmen. Bei *Spirogyra* entstehen damit im Zellsaft schmutzigbraune Fällungen.

Ammoniumkarbonat[2]). Wenn man eine 10-proz. Ammoniumkarbonatlösung einer 1- oder 10-proz. Tanninlösung zufügt, entsteht ein Präzipitat, das sowohl in einem Überschuß der Tanninlösung, als in einem Überschuß der Ammoniumkarbonatlösung löslich ist. Bei Anwesenheit anderer Salze ruft schon eine verdünntere Ammoniumkarbonatlösung, z. B. eine 1-proz., in Tanninlösung ein Präzipitat hervor.

Mit einer 1-proz. und mit einer $^1/_{10}$-proz. Ammoniumkarbonatlösung entsteht bei *Spirogyra* im Zellsaft ein Niederschlag. Wenn man die Spirogyren bald darauf in Wasser bringt, so verschwindet dieser Niederschlag. Ammoniumkarbonat ist der *Spirogyra* sehr schädlich. In einer 1-proz. Lösung sterben die Zellen sehr bald und in einer $^1/_{10}$-proz. Lösung in einigen Stunden.

---

[1]) Dekker, J., l. c. D. I. p. 199.

[2]) Darwin, Charles, Insectivorous plants. 1875. Chapter III. p. 38 ff. — Darwin, Charles, The Action of Carbonate of Ammonia on the Roots of certain plants. (The Journ. of the Linn. Soc. Botany. Vol. XIX. 1882. p. 239.) — de Vries, Hugo, Über die Aggregation im Protoplasma von *Drosera rotundifolia*. (Bot. Zeitg. Jg. 44. 1886. Nr. 1. p. 42, 43, 57 ff.) — Pfeffer, W., Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. (Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen. Bd. 2. 1886—88. p. 239 ff.) — af Klercker, J. E. F., Studien über die Gerbstoffvakuolen. [Inaug.-Diss.] Tübingen 1888. p. 32, 36 ff. (Bihang till Svenska Vit.-Akad. Handlingar. Bd. 13. Afd. III. Nr. 8. 1888; Ref. Bot. Zeitg. Jg. 47. 1889. p. 210.) — Klemm, P., Über die Aggregationsvorgänge in Crassulaceenzellen. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. X. 1892. p. 239.) — Czapek, F., Über Fällungsreaktionen in lebenden Pflanzenzellen und einige Anwendungen derselben. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXVIII. 1910. H. 5. p. 147 ff.)

Ammoniak[1]). Wenn man 10-proz., wässerige Ammoniaklösung sehr vorsichtig einer konzentrierten, z. B. 20-proz., Tanninlösung zufügt, so erscheint ein Präzipitat, das sich sehr leicht in einem Überschuß der Ammoniaklösung löst. Auch gasförmiges Ammoniak ruft in einer 10- oder 20-proz. Tanninlösung ein Präzipitat hervor. Die Präzipitate scheinen dickflüssig; erst beobachtet man kleine Körner und dann Kugeln, die sich miteinander vereinigen.

1- und 10-proz., wässerige Ammoniaklösung verursachen bei *Spirogyra* im Zellsaft sofort eine Fällung. Wenn man einen Glasstab mit 10-proz. Ammoniaklösung über Spirogyren hält, die sich in Wasser auf einem Objektträger befinden, erscheint bald im Zellsaft eine starke, bräunliche, körnige Fällung. Bei gerbstoffreichen Spirogyren kann man demzufolge die Kerne nicht mehr beobachten. Durch Ammoniak werden die Spirogyren bald getötet.

Natriumarsenat (Na_2HAsO_4, $7\,H_2O$).[2]) Wenn man eine 10-proz. Natriumarsenatlösung einer konzentrierten Tanninlösung zufügt, entsteht ein Präzipitat, das anfangs beim Schütteln sich löst. Nach Zufügung von mehr Natriumarsenat bildet sich ein bleibendes Präzipitat, das bei Verdünnung mit Wasser verschwindet.

Eine 1- und 10-proz. Natriumarsenatlösung ruft bei *Spirogyra* im Zellsaft allmählich eine Fällung hervor. Durch schwache Erwärmung mit einer 1-proz. Lösung wird sofort ein Präzipitat gebildet. Eine 10-proz. Lösung ruft zu gleicher Zeit normale oder abnormale Plasmolyse hervor. Durch Natriumarsenat werden die Zellen bald getötet.

Zinkchlorid. Eine 10-proz. Zinkchloridlösung gibt mit einer 10-proz. Tanninlösung ein Präzipitat, das in einem Überschuß der Tanninlösung löslich ist. Mit einer 1-proz. Zinkchloridlösung entsteht kein Präzipitat.

Mit 10-proz. Lösung kann man bei *Spirogyra* im Zellsaft ein Präzipitat hervorrufen. Das Reagens dringt aber nur langsam durch die Zellwand. Die Einwirkung muß darum durch schwache Erwärmung befördert werden.

Kupferazetat[3]). Eine gesättigte, ungefähr 7-proz. Kupferazetatlösung ist als mikrochemisches Reagens empfohlen worden.

---

[1]) Darwin, Charles, The Action of Carbonate of Ammonia usw. (l. c.) — af Klercker, l. c. p. 32. — Klemm, P., Über die Aggregationsvorgänge usw. (l. c. p. 239.) — Overton, E., Über die osmotischen Eigenschaften der Zelle in ihrer Bedeutung für die Toxikologie und Pharmokologie. (Zeitschr. f. physikal. Chem. Bd. XXII. 1897. p. 203.) — Czapek, F., Über Fällungsreaktionen in lebenden Pflanzenzellen usw. (l. c. p. 156.)

[2]) Procter, H. R., Reaktion auf Gerbsäure. (Ber. d. deutsch. chem. Ges. Bd. 7. p. 598; Zeitschr. f. analyt. Chem. Jg. 13. 1874. p. 326.)

[3]) Moll, J. W., Eene nieuwe microchemische looistofreactie. (Maandbl. v. Natuurw. Jaarg. 11. 1884. p. 97.) — de Vries, Hugo. Über die Aggregation usw. (l. c. p. 41.) — de Vries, Hugo, Over looistof-reactiën van *Spirogyra nitida.* (l. c. p. 4.) — af Klercker, J. E. F., l. c. — Dekker, J., l. c. D. I. p. 198.

7- und 1-proz. Lösungen geben mit 1- und 10-proz. Tanninlösungen rotbraune, häutige Niederschläge. In Überschuß von Tanninlösung sind diese löslich. Durch Ferriazetatlösung werden sie erst blau und danach schwarz gefärbt. Man hat vorgeschlagen, die frischen Pflanzen oder Pflanzenteile erst mit gesättigter Kupferazetatlösung zu mazerieren, dann von denselben Durchschnitte anzufertigen und zuletzt diese mit Ferriazetatlösung zu behandeln.

Zwar gelang es mir bisweilen, durch sukzessive Behandlung mit Kupferazetat- und Ferriazetatlösung bei *Spirogyra* in der Vakuole Gerbstoff nachzuweisen, im allgemeinen aber liefert die Methode sehr unbefriedigende Resultate. Bei der Untersuchung gerbstoffreicher Spirogyren beobachtete ich folgendes: Erst fand normale Plasmolyse statt; dann zeigten sich allerlei Abweichungen bei den Protoplasten; bald folgte der Tod und trat Verschrumpfung ein; zuletzt nahmen die Protoplasten allmählich eine bräunliche Farbe an. Durch Behandlung mit Ferriazetatlösung ging diese in schwarz über. Selten beobachtete ich in der Vakuole einen körnigen, rotbraunen Niederschlag, der durch Ferriazetatlösung schwarz gefärbt wurde.

Daß die Methode oft keine befriedigenden Resultate liefert, schreibe ich der großen Giftigkeit und der langsamen Eindringung des Kupferazetates zu. Das Reagens tötet erst den Protoplast und fällt dann den Gerbstoff. Wenn der Protoplast tot ist, kann der Gerbstoff aus der Vakuole treten und von dem Protoplast absorbiert werden. Demzufolge kommt es oft vor, daß in der Vakuole kein Niederschlag entsteht und der Protoplast Gerbstoffreaktion zeigt.

Mit einer gesättigten Lösung von Kupferazetat in absolutem Alkohol[1]), die auch als mikrochemisches Gerbstoffreagens empfohlen worden ist, und mit einer 1-proz., wässerigen Lösung habe ich keine besseren Resultate erhalten als mit der obenerwähnten. Zerquetscht man die Spirogyren in gesättigter, wässeriger Kupferazetatlösung, so entstehen bei den Rissen in der Zellwand außerhalb der Zellen sofort rotbraune, häutige Niederschläge, die durch Ferriazetatlösung erst blau und allmählich schwarz gefärbt werden. Zerquetscht man die Spirogyren in Ferriazetatlösung, so entstehen sofort schwarze Niederschläge außerhalb der Zellen.

Goldchlorid ($HAuCl_4, 4H_2O$).[2]) Eine 5-proz. Goldchloridlösung gibt mit einer 10-proz. Tanninlösung einen schwärzlichen Niederschlag. Auch bei *Spirogyra* entsteht im Zellsaft dadurch ein Niederschlag.

Hexamethylentetramin (Urotropin, $(CH_2)_6N_4$).[3]) Versetzt man nach Hock eine wässerige Lösung von Hexamethylentetramin mit einer wässerigen Tanninlösung, so erhält man eine weiße Fällung, die je nach den angewendeten Mengenverhältnissen auf

---

[1]) af Klercker, J. E. F., l. c. p. 8.

[2]) Seyda, A., Eine empfindliche Gerbsäurereaktion. (Chem. Ztg. 1898. p. 1085; Jahresber. d. Pharm. 1899. p. 355.)

[3]) Hock, K., Darstellung von Kondensationsprodukten aus Gerbsäuren und Urotropin. (D. R.-P. No. 95. p. 186; Chem. Ind. 1898. p. 58; Jahresber. d. Pharm. 1898. p. 379.)

1 Mol. Hexamethylentetramin 3—6 Mol. Tannin enthält. Wenn gleiche Quantitäten von 1-proz. Lösungen von Hexamethylentetramin und Tannin miteinander gemischt werden, tritt nur ein geringes Präzipitat oder eine weiße Trübung auf, welche bei Verdünnung mit Wasser verschwinden. Wenn 10-proz. Lösungen miteinander gemischt werden, so entsteht sofort ein überflüssiges Präzipitat, das weiß bis hellgelb und in einem Überschuß von Hexamethylentetramin- oder Tanninlösung löslich ist. In Übereinstimmung mit den Resultaten von Hock zeigen die Niederschläge Verschiedenheiten, die abhängig sind von dem Mengenverhältnis der miteinander gemischten Körper. Bei Vermischung von gleichen Quantitäten einer 1-proz. Hexamethylentetraminlösung und einer 10-proz. Tanninlösung erhält man ein Präzipitat, das bei schwacher Erwärmung schmilzt und sich löst. Bei Abkühlung scheidet es sich in Form sehr kleiner Kügelchen ab, die sich miteinander zu größeren vereinigen. Nach 1 Tage haben sich sehr große Massen gebildet, die an der Glaswand haften, so daß man die obenstehende, klare Flüssigkeit abgießen kann. Die Farbe des Präzipitates ist gelb, ungefähr wie Tannin. Bei Vermischung von gleichen Quantitäten 10-proz. Hexamethylentetraminlösung und 1-proz. Tanninlösung erhält man ein Präzipitat, das aus sehr kleinen Kügelchen besteht und sich bei schwacher Erwärmung löst. Bei Abkühlung scheidet es sich wieder in der Form kleiner Kügelchen ab. Nach 1 Tage hat sich nur ein geringer Bodensatz gebildet; das Gemisch ist noch einer milchartigen Flüssigkeit ähnlich; unter dem Mikroskop beobachtet man sehr kleine Kügelchen, die Brownsche Bewegung zeigen.

Die Resultate, die ich bei *Spirogyra* erhielt, waren, wie man es von einer Pflanze, die einen Stoff enthält, der mehr oder weniger tanninähnlich ist, erwarten konnte. Ich untersuchte gerbstoffreiche und gerbstoffarme Spirogyren. In einer 1-proz. Lösung zeigten beide nach ein paar Stunden noch kein Präzipitat im Zellsaft, und nach 1 Tage hatte sich nur bei den gerbstoffreichen ein Präzipitat darin gebildet. Eine 10-proz. Lösung von Hexamethylentetramin rief Plasmolyse hervor, und allmählich erschien im Zellsaft ein Präzipitat, das bei den gerbstoffreichen Spirogyren reichlich und bei den gerbstoffarmen gering war. Das Präzipitat bestand aus größeren und kleineren Körnern, die oft zusammenhingen. Wenn ich eine 25-proz. Rohrzuckerlösung an die Stelle der 10-proz. Hexamethylentetraminlösung treten ließ, so verschwand das Präzipitat, während die Protoplasten lebendig blieben.

Phenylhydrazin ($C_6H_5NHNH_2$).[1] Eine gesättigte Phenylhydrazinlösung ruft in einer 10-proz. Tanninlösung ein reichliches Präzipitat hervor, das aus Tropfen besteht. In einem Überschuß von Tanninlösung und in Wasser ist es löslich.

Verdünnte Lösungen verursachen bei *Spirogyra* im Zellsaft keine Fällung; eine gesättigte Lösung ruft ein reichliches Präzipitat hervor, das bei Übertragung der Objekte in Wasser bald verschwindet. Es besteht aus kleinen Tropfen, die zu größeren zusammenfließen können. Die Spirogyren sterben bald in Phenylhydrazinlösung.

---

[1] Czapek, F., Über Fällungsreaktionen in lebenden Pflanzenzellen usw. (l. c. p. 154.)

Koffein ($C_8H_{10}N_4O_2, H_2O$).[1] Tannin wird in wässeriger Lösung durch Koffein gefällt. Wenn man $^1/_{10}$-proz. Lösungen von Koffein und Tannin miteinander mischt, so bekommt man noch einen Niederschlag. Durch Verdünnung mit Wasser löst sich der Niederschlag. Er ist weiß und besteht aus kleinen Kügelchen, die Brownsche Bewegung zeigen und sich allmählich zu größeren Kugeln und Massen vereinigen, die auf eigentümliche Weise zusammenhängen. Hieraus geht hervor, daß der Niederschlag nicht dünnflüssig, sondern dickflüssig ist. Er bildet allmählich einen Bodensatz und ist deshalb schwerer als Wasser.

Mit einer 1- und $^1/_{10}$-proz. Koffeinlösung entsteht bei *Spirogyra* im Zellsaft sehr bald ein Niederschlag von kleinen Kügelchen, die Brownsche Bewegung zeigen (Fig. 3). Oft ist der Niederschlag so reichlich, daß man den Kern nicht mehr sehen kann und bisweilen ist er noch reichlicher. Bringt man die Spirogyrafäden wieder in Wasser, so verschwindet der Niederschlag in kurzer Zeit, z. B. in 10 Minuten, und die Fäden sehen dann wieder ganz normal aus. Bleiben die Fäden in der Koffeinlösung, so sinkt der Niederschlag und die kleinen Kügelchen vereinigen sich zu größeren, farblosen Kugeln, die oft sehr groß sind und mit Fettropfen Ähnlichkeit haben (Fig. 4). Ein derartiges Aussehen hat der Niederschlag gewöhnlich nach einigen Tagen. Das Sinken und die Vereinigung der Kügelchen zu großen Kugeln beweist, daß der Niederschlag schwerer als Wasser und flüssig ist. Die Bildung der großen Kugeln geht langsam vor sich und kann durch Zentrifugierung während einiger Minuten nicht zustande kommen. Hieraus geht hervor, daß der Niederschlag dickflüssig und nicht dünnflüssig ist. Wenn die Spirogyren wieder in Wasser gebracht werden, so lösen sich auch die großen Kugeln, aber die Auflösung geht langsamer als die des gerade entstandenen, noch fein verteilten Niederschlages vor sich.

Die Kugeln zeigen die Farbereaktionen, welche dem Spirogyragerbstoff eigentümlich sind; durch Ferrisalze werden sie blau oder schwarz gefärbt, durch Kaliumbichromat braun, durch Osmiumsäure erst blau und später schwarz (Fig. 5).

Wenn die Spirogyren in der Koffeinlösung endlich sterben, so färben sich die Kugeln braun und ihre Löslichkeit wird geringer. Mit den obengenannten Reagenzien geben sie aber noch die erwähnten Farbereaktionen.

---

[1] Klemm, P., Über die Aggregationsvorgänge usw. (l. c. p. 239.) — Overton, E., (l. c. p. 189, 201 u. 202.) — van Wisselingh, C., Over het aantoonen van looistof in de levende plant en over hare physiologische beteekenis. (Versl. d. Koninkl. Akad. v. Wetensch. te Amsterdam. 1910. p. 692 ff.) — Czapek, F., Über Fällungsreaktionen in lebenden Pflanzenzellen usw. p. 147.) — van Wisselingh, C., Over intravitale neerslagen. (Versl. d. Koninkl. Akad. v. Wetensch. te Amsterdam. 1913. p. 1239 ff.)

Antipyrin ($C_{11}H_{12}N_2O$)[1]; Tussol ($C_{11}H_{12}N_2O.\ C_8H_8O_3$); Hypnal ($C_{11}H_{12}N_2O.\ CCl_3CO[OH]_2$); Pyramidon ($C_{11}H_{11}N_2O.\ N[CH_3]_2$); Tolypyrin ($C_{12}H_{14}N_2O$); Ferropyrin ($C_{11}H_{12}N_2O.\ FeCl_3$). Eine 1-proz. Tanninlösung gibt mit einer gleichen Quantität einer 1-proz. Antipyrinlösung ein weißes, milchartiges Präzipitat. Mischt man eine 10-proz. Tanninlösung mit einer gleichen Quantität einer 1-proz. Antipyrinlösung, so entsteht ein Präzipitat, das eine schwache, gelbe Farbe zeigt. In einem Überschuß von Tanninlösung und bei Verdünnung mit Wasser lösen sich die Präzipitate.

Die Präzipitate sind dem Präzipitate von Koffein mit Tannin sehr ähnlich. Sie bestehen auch aus einer dickflüssigen Substanz, die kleine Körperchen oder Kügelchen bildet, die sich zu größeren vereinigen und bisweilen ziemlich große, miteinander zusammenhängende Kugeln und Massen bilden. Das ist besonders der Fall, wenn man Tannin in Überschuß angewendet hat. Die Präzipitate, die bei Vermischung von Tannin- und Antipyrinlösungen entstehen, sind löslicher als das Präzipitat von Tannin mit Koffein. Daher erscheint bei Vermischung von $^1/_{10}$-proz. Lösungen durchaus kein Präzipitat.

Wenn man Spirogyren in eine 1-proz. Antipyrinlösung bringt, so entsteht bald im Zellsaft ein Präzipitat (Fig. 3), das dem Präzipitate, welches Koffein hervorruft, vollkommen ähnlich ist und sich bei längerem Aufenthalt der Spirogyren in Antipyrinlösung (Fig. 4) und bei ihrer Übertragung in Wasser völlig gleich verhält wie das Koffein-Präzipitat. Auch das Verhältnis beider Präzipitate zu Reagenzien ist dasselbe. Die Einzelheiten des Antipyrin-Präzipitates brauche ich deshalb hier nicht zu besprechen, und ich verweise auf das, was oben von dem Koffein-Präzipitat erwähnt worden ist.

1-proz. Lösungen von Tussol, Hypnal, Pyramidon und Tolypyrin verhalten sich zu 1- und 10-proz. Tanninlösungen wie eine 1-proz. Antipyrinlösung und verursachen bei *Spirogyra* im Zellsaft dieselben Erscheinungen wie letztgenannte Lösung. Kleine Verschiedenheiten lasse ich hierbei außer Betracht.

Ferropyrin verhält sich zu Tannin auf andere Weise als die anderen obengenannten Stoffe. Wenn man gleiche Quantitäten einer 1-proz. Ferropyrinlösung und einer 1-proz. Tanninlösung miteinander mischt, so entsteht ein schwärzliches Präzipitat. Dieses ist auch der Fall, wenn man einen Überschuß der Ferropyrinlösung nimmt. Wenn aber Tanninlösung in Überschuß angewendet wird, so entsteht eine dunkelblauviolette Färbung und kein Niederschlag.

Wenn man Spirogyren in 1-proz. Ferropyrinlösung bringt, so zeigt der äußere Teil der Zellwand ähnliche Erscheinungen wie die, welche von anderen Eisenverbindungen hervorgerufen werden (Fig. 7). Im Zellsaft entsteht allmählich ein Niederschlag von Kügelchen, die Brownsche Bewegung zeigen.

---

[1] van Wisselingh, C., Over het aantoonen van looistof usw. (l. c. p. 692 ff.) — Over intravitale neerslagen. (l. c. p. 1239 ff.) — Czapek, F., Über Fällungsreaktionen in lebenden Pflanzenzellen usw. (l. c. p. 154.)

Chinolin (C_9H_7N)[1]; Isochinolin (C_9H_7N); Lepidin ($C_{10}H_9N$); Akridin ($C_{13}H_9N$); Toluidin ($C_6H_4CH_3NH_2$); Xylidin ($C_6H_3[CH_3]_2NH_2$). Die Löslichkeit in Wasser bei den genannten Stoffen ist mit Ausnahme von Lepidin geringer als 1 : 100. Von Lepidin wurde eine 1-proz. Lösung und von den übrigen Stoffen gesättigte Lösungen benutzt. Die Lösungen von Chinolin, Isochinolin, Lepidin und Xylidin geben mit 1-proz. Tanninlösung milchartige, weiße oder gelbliche Präzipitate. Toluidinlösung gibt mit 10-proz. Tanninlösung ein Präzipitat und Akridinlösung gibt damit nur eine geringe Trübung. Die Präzipitate lösen sich in einem Überschuß von Tanninlösung und in viel Wasser. Sie bestehen aus kleinen Tropfen, die sich zu größeren und bisweilen zu flüssigen Massen vereinigen. Im allgemeinen sind sie weniger dickflüssig oder dünnflüssiger als die Kondensationsprodukte von Koffein und Antipyrin mit Tannin.

Chinolin, Isochinolin und Lepidin rufen im Zellsaft von *Spirogyra* sofort Präzipitate hervor, die aus kleinen Kügelchen bestehen, die Brownsche Bewegung zeigen und zu großen Kugeln zusammenfließen. Bei gerbstoffreichen Spirogyren sind die Präzipitate so bedeutend, daß man den Zellinhalt nicht mehr beobachten kann. Nach Übertragung der Spirogyren in Wasser lösen die Präzipitate sich allmählich.

Akridin verursacht im Zellsaft von *Spirogyra* nicht so reichliche Fällung wie die 3 letztgenannten Stoffe. Das Präzipitat erscheint nicht sofort. Nach Übertragung der Spirogyren in Wasser verschwindet es.

Die 4 obengenannten Stoffe sind dem Leben schädlich. Nach 1 Tage waren alle Zellen oder ein Teil derselben tot. Xylidin und Toluidin sind sehr giftig und darum als Gerbstoffreagenzien nicht geeignet. Toluidin ist überdies als Gerbstoffreagens wenig empfindlich. In Xylidinlösung bilden sich allmählich noch kleine Tropfen, die am Plasma haften und in Wasser löslich sind. Bei Anwendung von Toluidin, das bald tötet und langsam präzipitiert, erscheint durchaus kein Präzipitat im Zellsaft und der Gerbstoff wird von dem Protoplast absorbiert, der demzufolge durch Ferriazetatlösung schwarz gefärbt wird.

Pyridin (C_5H_5N)[2]; Pikolin (C_6H_7N); Lutidin (C_7H_9N); Collidin ($C_8H_{11}N$). Wässerige Lösungen dieser 4 Körper geben mit Tanninlösungen Niederschläge. Pyridin und Pikolin wurden in 1-proz. Lösungen angewendet, Lutidin und Collidin, die in Wasser wenig löslich sind, in $^1/_2$-proz. Lösungen. Die Niederschläge sind flüssig; sie bestehen aus Tropfen, die sich zu großen Kugeln und Massen vereinigen. Die Mengenverhältnisse der miteinander in Kontakt kommenden Körper beeinflussen das Aussehen der Niederschläge. Wenn man gleiche Quantitäten von 1- resp. $^1/_2$-proz.

---

[1] Overton, E., l. c. p. 205. — Czapek, F., Über Fällungsreaktionen in lebenden Pflanzenzellen usw. (l. c. p. 154.)

[2] Overton, E., l. c. p. 205. — Czapek, F., Über Fällungsreaktionen in lebenden Pflanzenzellen usw. (l. c. p. 154.)

Lösungen der 4 obengenannten Körper mit 1-proz. Tanninlösungen mischt, so erhält man milchartige Flüssigkeiten, die langsam einen Bodensatz bilden. Wendet man anstatt einer 1-proz. Tanninlösung eine 10-proz. an, so bekommt man gelbliche Niederschläge, die bald zusammenlaufen und zähe, dickflüssige Massen bilden. Fügt man viel Tanninlösung oder Wasser zu, so lösen sich die Niederschläge. Anstatt der Lösungen von Pyridin und seinen Homologen kann man auch die Dämpfe dieser Körper anwenden. Kommen diese in Kontakt mit einer 10-proz. Tanninlösung, so entsteht in dieser bald ein Niederschlag, der aus Tropfen besteht, die sich zu größeren zusammenhängenden Tropfen vereinigen.

Pyridin und seine Homologe rufen auch im Zellsaft von *Spirogyra* Niederschläge hervor, die aus kleinen Tropfen bestehen, welche Brownsche Bewegung zeigen. Bei gerbstoffreichen Spirogyren können diese Niederschläge sehr bedeutend sein. Mit $^1/_{10}$-proz. Pyridinlösung erhielt ich bei *Spirogyra* keinen Niederschlag, wohl aber mit einer $^1/_2$-proz. Lösung. Die 3 Homologe des Pyridins gaben schon Niederschläge, wenn ich $^1/_{10}$-proz. Lösungen benutzte. Auch die Dämpfe der 4 obengenannten Körper rufen bei Spirogyren, die sich auf Objektträgern in Wasser befinden, bald im Zellsaft Niederschläge hervor. Nach Übertragung der Spirogyren in reines Wasser verschwinden alle Niederschläge. Pyridin und seine Homologe sind dem Leben schädlich. In den benutzten Lösungen waren nach 1 Tage fast alle Zellen gestorben.

Alkaloide[1]. Von den Alkaloiden oder Pflanzenbasen, deren Lösungen mit Tanninlösung Niederschläge geben, habe ich die folgenden benutzt. Die Stärke der Lösungen habe ich in den meisten Fällen hinter ihren Namen angegeben. Coniin ($C_8H_{17}N$); Nikotin ($C_{10}H_{14}N_2$); Brucin ($C_{23}H_{26}N_2O_4$, $4H_2O$) minder als $^1/_{10}$ %; Colchicine ($C_{22}H_{25}NO_6$) $^1/_{10}$ %; Berberin ($C_{20}H_{18}O_4N.OH$) minder als $^1/_{10}$ %; Atropin ($C_{17}H_{23}NO_3$) minder als $^1/_{10}$ %; Tropin ($C_8H_{15}NO$, Zersetzungsprodukt des Atropins) 1 % und 10 %; Cytisin ($C_{11}H_{14}N_2O$) 1 % und 10 %; Cocain ($C_{17}H_{21}NO_4$) minder als $^1/_{10}$ %; Piperidin ($C_5H_{10}NH$) 1 % und Dampf; Codein ($C_{18}H_{21}NO_3$, H_2O) $^1/_{10}$ %; Chinin ($C_{20}H_{24}N_2O_2$) gesättigte Lösung; Chininhydrochlorat ($C_{20}H_{24}N_2O_2$. HCl, $2H_2O$) 1 %; Chininsulfat ($[C_{20}H_{24}N_2O_2]_2H_2SO_4$, $8H_2O$).

Alle obengenannten Basen rufen auch im Zellsaft von *Spirogyra* Niederschläge hervor. Wie in Tanninlösung verursachen einige Basen dickflüssige Niederschläge im Zellsaft. Man kann konstatieren, daß sie aus kleinen Tropfen bestehen, die sich zu größeren Kugeln vereinigen. In Überschuß von Tanninlösung und in Wasser sind die Niederschläge meist löslich. Einige sehen gelb aus, z. B. der des Berberins. In den meisten Lösungen von Alkaloiden sterben die Spirogyren bald ab. Zu den am wenigsten schädlichen gehören Colchicin und Berberin, in deren Lösungen nach 1 Tage viele oder alle Spirogyrenzellen noch lebendig waren.

---

[1] Klemm, P., Über die Aggregationsvorgänge usw. (l. c. p. 239.) — Overton, E., l. c. p. 205 ff. — Dekker, J., l. c. D. I. p. 201. — Czapek, F., Über Fällungsreaktionen in lebenden Pflanzenzellen usw. (l. c. p. 154.)

Para-Diazobenzolsulfosäureanhydrid ($C_6 H_4 N_2 SO_3$). Eine wässerige Lösung von Para-Diazobenzolsulfosäureanhydrid gibt mit Glucose bei Anwesenheit eines Ätzalkalis allmählich eine dunkelrote Färbung. Ohne Ätzkali tritt keine Färbung ein. Eine 1-proz. Lösung gibt mit einer gleichen Quantität einer 1-proz. Tanninlösung eine intensiv gelbe Färbung und mit einer gleichen Quantität einer 10-proz. Tanninlösung eine orangerote Färbung. Durch Ammoniak und Ätzalkali werden die Mischungen tief dunkelrot. Nach diesen Beobachtungen erhob sich die Frage, ob Para-Diazobenzolsulfosäureanhydrid ein geeignetes mikrochemisches Gerbstoffreagens sei.

In einer 1-proz. Lösung wurde bei *Spirogyra* der Zellsaft gelb gefärbt. Je nachdem der Gerbstoffgehalt größer war, war die Gelbfärbung intensiver. Ein verschiedener Gerbstoffgehalt wird durch diese Farbereaktion jedoch nicht so deutlich angezeigt als z. B. durch die Antipyrin- und Koffeinreaktion. Das Reagens ist dem Leben sehr schädlich. Nach der Gelbfärbung sterben die Zellen sehr bald. Die Gelbfärbung des Zellsaftes verschwindet, da der Farbstoff sich in der umgebenden Lösung verbreitet. Durch Ammoniak oder Ätzkali wird der noch gelbgefärbte Zellsaft rot gefärbt.

Bei *Cladophora,* bei welcher Pflanze ich mit verschiedenen Reagenzien keinen Gerbstoff nachweisen konnte, erhielt ich auch mit Para-Diazobenzolsulfosäureanhydrid keine Färbung.

Jodlösung[1]). Jodlösung, nämlich Jodjodkaliumlösung, hat in der Botanik Anwendung als Gerbstoffreagens gefunden. Bei *Spirogyra* sollte diese Lösung in der auf plasmolytischem Wege kontrahierten Vakuole einen gelben Niederschlag hervorrufen.[2]) Dies ist aber nicht in Übereinstimmung mit den Angaben in den chemischen Lehr- und Handbüchern über das Verhältnis von Jod zu Tannin. Jod wird von Tanninlösung in beträchtlicher Menge aufgenommen; man bekommt eine rotbraune Lösung, in welcher durch Stärkekleister kein freies Jod nachweisbar ist. Von einem Niederschlag wird in chemischen Werken nicht geredet, aber wohl vom Eintreten einer Farbereaktion. Meine Resultate sind hiermit in Übereinstimmung.

Bei *Spirogyra* kann man mit Jodjodkaliumlösung eine schöne Farbreaktion hervorrufen, wenn man die Fähigkeit des Gerbstoffes, von Eiweißstoffen absorbiert zu werden, verwertet. Wenn man Hautpulver oder Stückchen Eiweiß in Tanninlösung bringt, nach einiger Zeit mit Wasser abwäscht und mit Jodjodkaliumlösung behandelt, so zeigen sie gewöhnlich eine schmutzig braune Farbe; nach wiederholten Abwaschungen tritt aber eine schön violettrote Farbe auf (Vergleiche Klincksieck et Valette, Code des couleurs; Nr. 591 u. 596). Diese Reaktion kann man auch bei *Spirogyra* benutzen, aber anstatt des Hautpulvers oder der Stückchen Eiweiß muß man dann die in den Spirogyrazellen anwesenden Eiweißstoffe verwerten, um den Gerbstoff festzulegen. Man erwärmt die Spirogyrafäden in Wasser bis 60°. Sie werden dann getötet; der Gerbstoff tritt aus der Vakuole und verbindet sich zum größten Teile mit den Eiweißstoffen in dem Protoplast. Behandelt man jetzt die Spirogyren mit Jodjodkaliumlösung und wäscht man sie darauf so lange mit destilliertem Wasser aus, bis aus der Stärke die Jodreaktion verschwindet, so zeigt es sich, daß besonders die eiweißreicheren Teile des Protoplasten eine schöne, rotviolette Farbe angenommen haben (Kl. et V. Nr. 576). Die Kerne mit den Nukleolen sind besonders stark gefärbt, die Pyrenoide schwächer, während das an der Zellwand liegende Protoplasma auch eine schwache, rotviolette Farbe zeigt.

---

[1]) Dekker, J., l. c. D. I. p. 200.

[2]) de Vries, Hugo, Over looistof-reactiën van *Spirogyra nitida.* (l. c. p. 8.)

Eiweißstoffe[1]. Dekker behauptet, daß man den Lösungen von Eiweißstoffen und Leim als Gerbstoffreagenzien größeren Wert beilegen muß als anderen Reagenzien, da sie selbst in sehr großer Verdünnung eine Gerbstofflösung noch trüben und der Gerbstoffbegriff untrennbar mit der Eigenschaft der Gerbstoffe, daß sie eiweißartige Hautsubstanz unlöslich machen, verbunden ist. Es befremdet ihn, daß im allgemeinen Eiweißstoffe bei mikrochemischen Untersuchungen keine Anwendung gefunden haben.

Es versteht sich, daß ich dem Beweis der Anwesenheit von Gerbstoff bei *Spirogyra* mittelst Eiweiß- und Leimlösungen großen Wert beilegte. Ich benutzte dazu eine 1-proz. Lösung von getrocknetem Eieralbumin und eine $^1/_2$-proz. Gelatinelösung. (Eine 1-proz. Lösung gelatiniert bei Abkühlung.) Wenn man die Spirogyrafäden in diese Lösungen bringt, so kann selbstverständlich noch nichts geschehen, da Eiweiß und Gelatine nicht durch die Zellwand und das Protoplasma dringen und diese Stoffe demzufolge mit dem Gerbstoff im Zellsaft keinen Niederschlag bilden können. Man muß in diesem Falle deshalb besondere Methoden anwenden, will man die genannten Lösungen als Gerbstoffreagenzien benutzen.

Zerquetschen der Spirogyren in den Eiweiß- und Gelatinelösungen verursacht die Entstehung körniger und häutiger Niederschläge außerhalb der Zellen an den Stellen, wo der Zellsaft durch Risse in der Zellwand nach außen gepreßt worden ist. Schönere Resultate erzielt man, wenn man die Spirogyrafäden in den Lösungen auf einem Objektträger über einer Mikroflamme vorsichtig erwärmt. Wenn die Spirogyren getötet werden, lassen die Plasmaschicht und die Zellwand den Gerbstoff passieren. Demzufolge kann nach Erwärmung in Wasser kein Gerbstoff im Zellsaft mehr nachgewiesen werden. Wenn man die Spirogyren in einer Eiweiß- oder Gelatinelösung erwärmt, kommt der Gerbstoff außerhalb der Zelle sofort mit einem Stoff in Kontakt, mit dem er eine unlösliche Verbindung bildet. An der Außenseite bedeckt die Zellwand sich gewöhnlich mit einer sehr gleichmäßigen Schicht eines Niederschlages, der ein körniges Aussehen hat; bisweilen bilden sich auch Häute. Wenn noch nicht alle Spirogyrazellen getötet worden sind, was leicht zu erreichen ist, wenn man nur einen Teil des Fadens über der Mikroflamme hält, so beschränkt sich der Niederschlag auf die toten Zellen; er hört bei den noch lebendigen Zellen plötzlich auf. Mit Lösungen von Ferrisalzen kann man nachweisen, daß die Niederschläge Gerbstoffniederschläge sind. Sie sind stärker, je nachdem der Gerbstoffgehalt größer ist und auch andere Reagenzien stärkere Gerbstoffreaktionen geben, und bei *Cladophora,* bei welcher Pflanze ich keinen Gerbstoff nachweisen konnte, erhielt ich mit Eiweiß- und Gelatinelösungen auf die oben angegebene Weise überhaupt keine Niederschläge

---

[1] Dekker, J., l. c. D. I. p. 201. — af Klercker, J. E. F., l. c. p. 38.

Salzlösungen[1]). Gesättigte und konzentrierte Lösungen einiger Salze geben bei Mischung mit konzentrierten Lösungen von Tannin und Spirogyragerbstoff Niederschläge. Diese sind bräunlich und häutig oder körnig. Bei mikroskopischer Beobachtung bekommt man in den meisten Fällen den Eindruck, daß sie aus dickflüssiger Substanz bestehen. Falls nicht sofort ein Niederschlag entsteht, kann man das Gemisch auf einem Objektträger eintrocknen lassen. Oft erscheint dann noch ein Niederschlag in Form mikroskopisch kleiner Tropfen, die mehr oder weniger zusammenfließen. Ich habe Versuche angestellt mit Lösungen von Chlornatrium, Chlorkalium, Jodkalium, Chlorkalzium, Natriumsulfat und Kaliumnitrat. Mit Chlornatrium ist es am leichtesten, einen Niederschlag hervorzurufen. Dieses habe ich auch erfahren, als ich anstatt mit Gerbstofflösungen mit Spirogyren experimentierte. Nach Übertragung der Spirogyren in 25-proz. Chlornatriumlösung (Fig. 8) zog die große Vakuole sich stark zusammen und teilte sich oft in mehrere kleine, in denen zahlreiche Tropfen erschienen. Mit Gerbstoffreagenzien gaben diese Gerbstoffreaktionen. Durch Ferriazetat z. B. wurden sie schwarz gefärbt. In Wasser lösen sie sich.

Bereitung von Spirogyragerbstoff und makrochemische Untersuchung. Spirogyren kommen selten in so großer Menge in der Natur vor, daß an eine makrochemische Untersuchung des Spirogyragerbstoffes gedacht werden kann. Es hat denn auch lange gedauert, bis ich *Spirogyra maxima* in solcher Menge und dabei in gesundem und reinem Zustande in der Natur fand. Auf die folgende Weise wurde der Spirogyragerbstoff bereitet.

Die Spirogyren wurden mit destilliertem Wasser abgewaschen: das anhangende Wasser ließ ich so viel wie möglich abfließen und darauf wurden die Spirogyren durch Erwärmung bis auf 60° getötet. Die Flüssigkeit, in welcher die Fäden sich befanden, gab nach Filtration nur schwache oder durchaus keine Gerbstoffreaktionen. Der Gerbstoff war von den Protoplasten absorbiert worden, wie die Untersuchung mit Reagenzien zeigte. Die Spirogyren wurden nun durch Pressen zwischen Filtrierpapier so viel wie möglich getrocknet und ein paarmal mit einem Gemisch aus 4 Teilen Äther und 1 Teil Alkohol extrahiert, wie das auch bei der Bereitung von Tannin aus Galläpfeln geschieht. Die Lösung in Äther und Alkohol wird filtriert und im Vakuum verdünstet.

Der Rückstand bildet eine gelbliche, leicht zerreibliche, amorphe Masse und sieht ungefähr wie Tannin aus. Er löst sich sehr leicht in Wasser. Die filtrierte Lösung ist, wie eine Tanninlösung, gelb gefärbt; sie zeigt aber auch eine schwache, grünliche Nuance. Sie rötet Lackmuspapier. Sie gibt mit Reagenzien dieselben Gerbstoffreaktionen wie eine Tanninlösung und wie der Zellsaft von *Spirogyra* bei mikrochemischer Untersuchung. Mit Ferrichlorid z. B. erzielt man Blaufärbung, mit Ferriazetat ein schwarzes Präzipitat, mit Kaliumbichromat ein braunrotes Präzipitat, mit 1-proz. Antipyrinlösung und mit $^1/_{10}$-proz. Koffeinlösung Präzipitate in Form kleiner Tropfen, die zu größeren, zusammenhängenden Kugeln und Massen zusammenlaufen; mit Pyridindampf und mit Chinolindampf erhält man auch tropfenförmige Niederschläge; Eiweiß- und Gelatinelösungen verursachen Fällungen usw.

---

[1]) af Klercker, J. E. F., l. c. p. 29.

Schlußfolgerung bezüglich des Vorkommens von Gerbstoff bei *Spirogyra*. Die Untersuchungen, die ich in den vorigen Seiten besprochen habe, haben ohne Ausnahme zu dem Resultate geführt, daß alle von mir benutzten Stoffe, die mit Tannin Niederschläge und Färbungen geben, auch bei *Spirogyra* ähnliche Niederschläge und Färbungen hervorrufen können. Dieses gilt sowohl für den Zellsaft der lebendigen Spirogyren als auch für die Lösung des Stoffes, der durch Extraktion mit einem Gemisch aus Äther und Alkohol erhalten worden ist. Die mehr als 60 als Gerbstoffreagenzien angewendeten Stoffe waren von sehr verschiedener chemischer Natur. Viele fanden bei der mikrochemischen Untersuchung noch keine Anwendung. Auf Grund meiner Untersuchungen schließe ich mich der Ansicht anderer Forscher an, daß *Spirogyra* eine gerbstoffhaltige Pflanze ist. Die vorgekommene Verwechslung von Gerbstoff mit anderen Stoffen erforderte die nähere Bestätigung dieser Ansicht und die Ergänzung früherer Untersuchungen, speziell die Nachweisung des Gerbstoffes mit organischen Basen und Eiweißstoffen und die makrochemische Untersuchung des Spirogyragerbstoffes.

Übereinstimmung des Spirogyragerbstoffes mit Tannin. Den bei *Spirogyra maxima* anwesenden Gerbstoff habe ich mit verschiedenen anderen Gerbstoffen verglichen, nämlich mit Tannin oder Gallusgerbstoff, Eichenrindengerbstoff, Myrobalanengerbstoff, Eucalyptusgerbstoff, Catechugerbstoff und Kinogerbstoff. Mit keinem stimmt er aber so überein wie mit Tannin. Er gehört, wie dieses, zu den Gerbstoffen, die durch Ferrisalze blau gefärbt werden, also zu den Eisenblauenden. Die Verhältnisse der beiden Gerbstoffe zu Reagenzien zeigen sehr große Übereinstimmung. Man darf jedoch nicht annehmen, daß beide identisch seien. Im Zusammenhang hiermit verweise ich auf die bedeutenden Untersuchungen von Fischer und Freudenberg[1]), welche Forscher durch Synthese einen Körper bereiteten, wahrscheinlich Pentagalloyl-Glukose, der, was optische Aktivität, geringe Azidität, Fällung durch Leimlösung, Färbung mit Ferrisalzen, Präzipitation durch Alkaloide und andere Basen, Löslichkeit in verschiedene Solvenzien, Gelatinierung durch

---

[1]) Fischer, Emil, u. Freudenberg, Karl, Über das Tannin und die Synthese ähnlicher Stoffe. (Ber. d. dtsch. chem. Ges. Jahrg. 45. 1912. p. 915.)

Arsensäure in alkoholischer Lösung, Geschmack und Hydrolyse betrifft, so große Übereinstimmung mit Tannin zeigt, daß eine Verwechslung möglich wäre, der aber doch damit nicht identisch ist, was besonders daraus hervorgeht, daß die beiden Stoffe bei verschiedener Temperatur erweichen und sich zersetzen.

Lokalisation des Spirogyragerbstoffes. Wie man erwarten konnte, kam ich, wie Hugo de Vries[1], zu dem Resultate, daß bei *Spirogyra* der Gerbstoff im Zellsaft vorkommt, was man nach abnormaler Plasmolyse (Fig. 6) besonders deutlich mit verschiedenen Reagenzien nachweisen kann, z. B. mit Ferrisalzen, Antipyrin, Koffein usw. Hierbei muß man berücksichtigen, daß man erst abnormale Plasmolyse herorrufen muß und nachher das Gerbstoffreagens einwirken läßt. Man bringt z. B. mit 10-proz. Kaliumnitratlösung erst abnormale Plasmolyse hervor und läßt darauf eine 10-proz. Kaliumnitratlösung zufließen, die 1% Antipyrin enthält. Läßt man aber die Reagenzien in umgekehrter Ordnung oder zu gleicher Zeit einwirken, so kann ein Teil des Niederschlages außerhalb der Vakuole geraten, was unrichtige Schlüsse veranlassen könnte.[2]

Abweichende Resultate. Oben habe ich alles besprochen, was zur Bestätigung des Schlusses, daß *Spirogyra* eine gerbstoffhaltige Pflanze ist, dienen konnte. Vollständigkeitshalber muß ich darauf hinweisen, daß ich mit den Lösungen einiger Stoffe, Jodjodkaliumlösung, Lackmuslösung und Methylenblaulösung, die als mikrochemische Gerbstoffreagenzien angewendet und empfohlen worden sind, Resultate erhielt, die von denen anderer Forscher verschieden waren. Den Schluß, daß *Spirogyra* Gerbstoff enthält, können sie jedoch nicht modifizieren.

Die abweichenden Resultate mit Jodjodkaliumlösung habe ich oben schon besprochen. Auch mit Lackmuslösung gelangte ich zu einem anderen Resultat als de Vries.[3] Zwar erhielt ich mit dieser Lösung im Zellsaft von *Spirogyra* ein Präzipitat, aber keines, das man als eine Verbindung des Farbstoffes mit dem Gerbstoff betrachten kann. Es war kein blaues Präzipitat, sondern ein farbloses, wie es Ammoniumkarbonat hervorruft. Demzufolge erhob sich die Frage, ob vielleicht eine Verunreinigung des Lackmus mit Ammoniumkarbonat oder Alkalikarbonat die Bildung eines Niederschlages verursacht haben könnte, da letztere Stoffe bei der Bereitung des Lackmus benutzt werden.

Methylenblau[4]. Methylenblau ist besonders von Pfeffer als Gerbstoffreagens empfohlen worden. Bei *Spirogyra* ruft eine sehr verdünnte Methylenblaulösung allmählich ein Präzipitat in den lebendigen Zellen hervor. Nach Pfeffer ist das Präzipitat eine Verbindung von Methylenblau mit Gerbstoff.

---

[1] de Vries, Hugo, Over looistofreactiën usw. (l. c. p. 8.)

[2] van Wisselingh, C., Over intravitale neerslagen. (Versl. d. Koninkl. Akad. v. Wetensch. te Amsterdam. 1913. p. 1243.)

[3] de Vries, Hugo, Over looistofreactiën usw. (l. c. p. 8.)

[4] Pfeffer, W., l. c.

Die Versuche Pfeffers habe ich[1]) bei *Spirogyra maxima* mit dem Chlorid des Methylenblaus ($C_{16}H_{18}N_3SCl$, Methylenblau pro usu interno) und mit dem Chlorzinkdoppelsalz des Methylenblaus ($C_{16}H_{18}N_3SCl, ZnCl_2$) wiederholt. Hierbei kam ich zu dem Schlusse, daß man dem Methylenblau als Gerbstoffreagens keinen Wert beilegen darf. Man darf nicht annehmen, daß bei *Spirogyra* eine mehr oder weniger vollständige Präzipitation des Gerbstoffes stattfindet.

Ich bemerkte wiederholt, daß die Quantität des blauen Niederschlages, selbst in gerbstoffreichen Zellen, gering war. Untersuchte ich Spirogyrafäden, die längere oder kürzere Zeit, z. B. 1 Tag oder 1 Stunde, in $^1/_{5000}$-proz. Methylenblaulösung verweilt hatten, so konnte ich feststellen, daß sich manchmal nach 1 Tage noch kein Niederschlag gebildet hatte. Es zeigte sich, daß die Reaktion mit Antipyrin und Koffein in diesen Fäden viel schwächer war als in den Fäden, welche nicht mit Methylenblau behandelt waren. Auf Grund obiger Wahrnehmungen nehme ich an, daß durch Methylenblau nicht aller Gerbstoff gefällt wird, und es kommt mir sehr wahrscheinlich vor, daß die Spirogyren während der Einwirkung des Methylenblaus Gerbstoff durch Exosmose verlieren.[2]) Auch ist es bemerkenswert, daß die Spirogyren in $^1/_{5000}$-proz. Methylenblaulösung nicht einen vom Anfang gefärbten Niederschlag bilden, sondern erst einen farblosen oder fast farblosen, der später allmählich blau gefärbt wird. Verschiedene Faktoren spielen bei der Entstehung des Niederschlages eine Rolle: Zuerst die schädliche Wirkung des Methylenblaus, wodurch Modifikationen im Organismus eintreten; dann scheint die Anwesenheit von Salzen die Bildung des Niederschlages zu befördern; auch der Sauerstoff der Atmosphäre scheint sich daran zu beteiligen. Endlich bemerke ich, daß Methylenblau selbst nicht präzipitierend zu wirken scheint und daß wahrscheinlich auf die eine oder andere Weise ein Gerbstoffniederschlag entsteht, der allmählich Farbstoff absorbiert. Die Resultate einer Anzahl Versuche mit Methylenblau, Salzen, Tannin, Spirogyragerbstoff und Gerbstoffreagenzien stimmten zu obigen Ansichten. Daß der Niederschlag bei *Spirogyra* Eiweiß enthalten kann, wie Pfeffer behauptet, ist nicht wahrscheinlich, da gelöstes Eiweiß nicht im Zellsaft vorkommt. Wie der Niederschlag in den Zellen entsteht, ist noch nicht ganz erklärt, aber gewiß liegt keine einfache Fällung von Gerbstoff durch Methylenblau vor, wie Pfeffer meint Es zeigte sich, daß die Schlüsse, welche Pfeffer auf Grund seiner Versuche zieht, oft falsch sind, worauf ich schon in meiner Publikation über intravitale Niederschläge hingewiesen habe.[3])

---

[1]) van Wisselingh, C., Over het aantoonen van looistof in de levende plant en over hare physiologische beteekenis. (Versl. d. Koninkl. Akad. v. Wetensch. te Amsterdam. 1910. p. 691 u. 692.) — Over intravitale neerslagen. (l. c. p. 1253 ff.)

[2]) Vergl. über Exosmose besonders Czapek, F., Versuche über Exosmose aus Pflanzenzellen. (Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. Bd. XXVIII. 1910. p. 159.)

[3]) van Wisselingh, C., l. c. p. 1253 ff.

Einen Punkt will ich hier etwas ausführlicher besprechen, nämlich die giftige Wirkung des Methylenblaus. Pfeffer spricht wiederholt über die Unschädlichkeit verdünnter Methylenblaulösungen und über die Unschädlichkeit seiner Methode. Auf Grund der hierunter erwähnten Versuche bin ich aber zu ganz anderen Resultaten gekommen; ich schreibe dem Methylenblau eine sehr giftige Wirkung zu. Die Versuche betreffen eine vergleichende Untersuchung über das Wachstum von Spirogyrafäden in Grabenwasser und in Grabenwasser, in dem Methylenblau gelöst war.

Am 28. März 1911 brachte ich Stückchen von Spirogyrafäden in frisches, sterilisiertes Grabenwasser und in sehr verdünnte Methylenblaulösungen von verschiedener Stärke, die ich mit demselben Grabenwasser bereitet hatte. Die Stückchen bestanden aus 12 bis 29 Zellen. Von jedem Stückchen maß ich 3 Zellen. Am 31. März und am 3. April untersuchte ich die Stückchen wieder. Ich erhielt die hierunter erwähnten Resultate. Ich habe die Länge der 3 gemessenen Zellen und die sämtliche Länge ihrer Nachkommen in μ angegeben, die Zahl der Nachkommen zwischen Klammern gestellt und das Längenwachstum in Prozenten angegeben:

1. Reihe von Versuchen.

Versuch No. 1. In Grabenwasser. Nach 6 Tagen alle Zellen lebendig und gesund. Viele Zellteilungen. Die Länge der Zellen betrug am 28. März, 31. März und 3. April resp. 244, 265 und 481 (4 Zellen), — 239, 257 und 446 (4 Zellen), — 252, 270 und 489 (4 Zellen). Das Längenwachstum betrug deshalb in den drei ersten Tagen resp. 8,6, 7,5 und 7,1 Proz. und in den drei letzten Tagen resp. 81,5, 73,5 und 81,1 Proz.

Versuch No. 2, 3 und 4. In Grabenwasser resp. mit 0,0001, 0,0003 und 0,0009 Proz. Methylenblau (Chlorid). Nach 3 Tagen alle Zellen tot. Kein Längenwachstum.

2. Reihe von Versuchen.

Versuch No. 1. In Grabenwasser. Nach 6 Tagen alle Zellen lebendig und gesund. Viele Zellteilungen. Die Länge der Zellen betrug am 28. März, 31. März und 3. April resp. 296, 325 (2 Zellen) und 600 (7 Zellen), — 306, 341 (2 Zellen) und 651 (8 Zellen), — 276, 311 (2 Zellen) und 620 (8 Zellen). Das Längenwachstum betrug deshalb in den drei ersten Tagen resp. 9,8, 11,4 und 12,7 Proz. und in den drei letzten Tagen resp. 84,6, 90,9 und 99,4 Proz.

Versuch No. 2, 3 und 4. In Grabenwasser resp. mit 0,0001, 0,0003 und 0,0009 Proz. Methylenblau (Chlorzinkdoppelsalz). Nach 3 Tagen alle Zellen tot. Kein Längenwachstum.

Die große Verschiedenheit des Wachstums in den 3 ersten und in den 3 letzten Tagen bei dem ersten Versuch der 1. und 2. Reihe muß der Übertragung in frisches Grabenwasser zugeschrieben werden, dessen Einfluß sich nicht sofort geltend macht, sondern erst nach einiger Zeit.

Eine Wiederholung obiger Versuche führte, was das Methylenblau betrifft, zu ebenso ungünstigen Resultaten. In Grabenwasser mit 0,0001 Proz. Methylenblau (Chlorid oder Chlorzinkdoppelsalz) waren nach einem Tage schon viele Zellen zu Grunde gegangen, und in Grabenwasser mit 0,0003 und mit 0,0009 Proz. wurden nach einem Tage keine lebendigen Zellen mehr gefunden. Vergleichende Versuche im Juli 1909 hatten zu ähnlichen Resultaten geführt. In Grabenwasser war das Längenwachstum der Zellen in zwei Tagen durchschnittlich 56,8 Proz. In Grabenwasser mit 0,00001 Proz. Methylenblau waren nach einem Tage die meisten Zellen gestorben und in Grabenwasser mit 0,0001 Proz. war nur noch eine einzige Zelle lebendig.

Bei Wiederholung obiger Versuche mit Knoppscher Lösung und destilliertem Wasser anstatt des Grabenwassers sah ich in den Lösungen des Methylenblaus (Chlorid) die Spirogyren noch rascher zu Grunde gehen.

Verschiedene Ansichten über die Niederschläge mit basischen Stoffen. Über die chemische Natur der Niederschläge, die basische Stoffe, wie Ammoniumkarbonat, Antipyrin, Koffein und viele andere, im Zellsaft der subepidermalen Zellen der Crassulaceenblätter *(Echeveria, Cotyledon),* der Tentakelzellen von *Drosera rotundifolia,* bei *Spirogyra* und in sehr viel anderen Fällen hervorbringen, haben die Forscher sehr verschiedene Ansichten. Nach Pfeffer[1]) besteht der Niederschlag, den Ammoniumkarbonat verursacht, aus gerbsaurem Eiweißstoff. Nach Loew und Bokorny[2]) ist der essentielle Bestandteil der Niederschläge, die obengenannte Stoffe im Zellsaft hervorrufen, aktives Eiweiß; andere Stoffe, wie z. B. Gerbstoff, welche die Niederschläge bisweilen enthalten können, sind nach beiden letzteren Autoren nur Beimischungen von untergeordneter Bedeutung.

Die Auffassungen von Loew und Bokorny und von Pfeffer sind zu wiederholten Malen widerlegt worden, unter anderen von af Klercker[3]), Klemm[4]), Czapek[5]) und auch von mir[6]). Wiederholt hat man darauf hingewiesen, daß die Niederschläge wohl Gerbstoffreaktionen, aber keine Eiweißreaktionen zeigen.

Bei *Spirogyra maxima* und *Drosera rotundifolia* habe ich die Niederschläge mit verschiedenen Eiweißreagenzien untersucht. Da die Eiweißreaktionen, über welche wir verfügen, im allgemeinen als mikrochemische Reaktionen wenig empfindlich sind, habe ich vorher die üblichsten geprüft, nämlich die Reaktion mit Schwefelsäure und Zucker, die Biuretreaktion, die Millonsche Reaktion und die Salpetersäurereaktion.

Für die Biuretreaktion benutzte ich ein Gemisch von Kupferazetatlösung, Kalilauge und Glyzerin, die zusammen eine klare, blaue Flüssigkeit bilden. Dieses Gemisch gefiel mir besser als die besonderen nacheinander folgenden Behandlungen mit Kupferazetatlösung und Kalilauge.

---

[1]) l. c. p. 239 ff.

[2]) Loew, O., u. Bokorny, Th., Zur Chemie der Proteosomen. (Flora. 1892. Ergänzungsbd. p. 117 ff.)

[3]) l. c. p. 36.

[4]) Klemm, P., Über die Aggregationsvorgänge usw. (l. c. p. 240.) — Beitrag zur Erforschung der Aggregationsvorgänge in lebenden Pflanzenzellen. (Flora. 1892. p. 414 ff.)

[5]) Über Färbungsreaktionen usw. (l. c. p. 151 u. 152.)

[6]) Over intravitale neerslagen. (l. c. p. 1244 ff.)

Mit der Biuretreaktion, der Millonschen Reaktion und der Salpetersäurereaktion erhielt ich nicht sehr günstige Resultate. Probiert man die Reaktionen mit sehr kleinen Stückchen geronnenem Hühnereiweiß, so kann man die verschiedenen Färbungen wohl sehr deutlich wahrnehmen, aber man merkt doch, daß man den Reaktionen für mikrochemische Untersuchung keinen großen Wert beilegen kann. Bei sehr dünnen Stückchen Eiweiß ist die Farbe sehr schwach. Bei den Protoplasten von *Spirogyra* erhielt ich denn auch keine befriedigenden Resultate.

Die Reaktion mit Schwefelsäure und Rohrzucker gab bessere Resultate. Die Objekte ließ ich einige Zeit in einer Zuckerlösung liegen und ließ dann Schwefelsäure zufließen. Ich benutzte ein Gemisch von 9 Gewichtsteilen konzentrierter Schwefelsäure und 1 Gewichtsteil destilliertem Wasser, also Schwefelsäure von $85^1/_2$ Proz. Dieses Gemisch wirkt viel minder verkohlend auf den Zucker ein als konzentrierte Schwefelsäure und gefiel mir darum besser. Mit kleinen Stückchen Hühnereiweiß ist die Reaktion sehr schön. Erst ist die Farbe rot (Klincksieck et Valette, Code des couleurs, Nr. 16 und 21), bisweilen mit sehr schwacher, violetter Nuance, dann rein rot (Kl. et V. Nr. 41) und danach orangerot (Kl. et V. Nr. 51). Bei sehr dünnen Stückchen kann man die Farbe noch wahrnehmen. Auch bei mikrochemischer Untersuchung kann man die Reaktion mit Erfolg anwenden. Bei *Spirogyra* färben die Protoplasten sich deutlich hellrot, die Kerne und Pyrenoide dunkler.

Ebensowenig wie af Klercker, Klemm und Czapek habe ich in den intravitalen Niederschlägen mit Koffein, Antipyrin und Ammoniumkarbonat Eiweiß nachweisen können. Auch habe ich keine Eiweißreaktionen erhalten können, wenn die Niederschläge einige Wochen alt und mehr oder weniger unlöslich geworden waren. In den lebendigen Zellen verlieren nämlich die zu Kugeln zusammengeflossenen Antipyrin- und Koffeinniederschläge allmählich ihre Löslichkeit. Bei Übertragung in Wasser lassen sie Bläschen zurück und zuletzt scheinen sie ganz unlöslich zu sein. In toten Zellen findet man braun gefärbte, in Wasser unlösliche Kugeln. Bei den unlöslichen Kugeln und bei den unlöslichen Resten konnte ich selbst mit Schwefelsäure und Zucker keine Eiweißreaktion erhalten, während die Protoplasten sich deutlich rot färbten. Die Kugeln und Reste geben dagegen wohl Gerbstoffreaktionen. Mit Ferrisalzen färben sie sich blau oder schwarz, mit Osmiumsäure schwarz, mit Kaliumbichromat und Natriumvanadat braun, mit Jodjodkaliumlösung rotviolett. Die Niederschläge, die Lösungen von Antypirin, Koffein, Ammoniumkarbonat und andere basische Stoffe im Zellsaft von *Spirogyra* hervorrufen, stimmen völlig überein mit denen, welche entstehen, wenn obengenannte Lösungen mit Lösungen von Tannin und Spirogyragerbstoff in Berührung kommen.

Im Gegensatz zu de Vries[1]) gelang es mir auch nicht, die Eiweißnatur der Niederschläge in den Tentakelzellen von *Drosera*

---

[1]) de Vries, Hugo, Über die Aggregation im Protoplasma von *Drosera rotundifolia*. (l. c. p. 57 u. 58.)

rotundifolia auf mikrochemischem Wege festzustellen, während ich in denselben leicht Gerbstoff nachweisen konnte.

Niederschläge von Gerbstoff mit Eiweiß in Spirogyrazellen. Dafür, daß Gerbstoff und Eiweiß im Zellsaft von *Spirogyra* nebeneinander in gelöstem Zustand anwesend sind, wie Pfeffer behauptet, kann man überhaupt keine hinreichenden Gründe angeben. Unter den gegebenen Bedingungen können sie nebeneinander nicht in Lösung sein, weil dann sofort ein Präzipitat entstehen müßte. Wie ich[1] in meiner Publikation über intravitale Niederschläge gezeigt habe, kommt bei *Spirogyra* im Protoplasma auch gelöstes Eiweiß vor. Auf eine eigentümliche Weise ist es mir gelungen, den gerbstoffhaltigen Zellsaft mit dem gelösten Eiweiß in Berührung zu bringen, was die Entstehung von Niederschlägen veranlaßte, die aus Gerbstoff und Eiweißstoff bestehen. Diese echten Gerbstoffeiweißniederschläge können auf folgende Weise hervorgebracht werden.

Man läßt auf die Spirogyren eine 5-proz. Ätherlösung einwirken (5 Gewichtsteile Äther und 95 Gewichtsteile destilliertes Wasser [Fig. 9]). Zytoplasma fließt dann nach dem Kern und sammelt sich da an; die Aufhängefäden lassen los und werden in die Plasmamasse um den Kern aufgenommen. Diese Plasmamasse schwillt und schließlich ist der Kern von einer großen Blase umgeben, deren Wand aus Hyaloplasma besteht und deren Inhalt eine wässerige Flüssigkeit bildet, in welcher der Kern sich befindet und sich auch einige Körnchen zeigen. Diese wässerige Flüssigkeit enthält auch gelöstes Eiweiß. Wenn unter dem Einfluß des Äthers die Protoplasten sterben, so kommt der Inhalt der Blase in Kontakt mit dem Zellsaft und es entstehen an der Peripherie der Blase an einer oder mehreren Stellen Präzipitate von Gerbstoff und Eiweiß. Diese Präzipitate geben mit Eiweißreagenzien deutliche Eiweißreaktionen und mit Gerbstoffreagenzien deutliche Gerbstoffreaktionen, z. B. Rotfärbung mit Zuckerlösung und 85¹/₂-proz. Schwefelsäure, Rotviolettfärbung mit verdünnter Jodjodkaliumlösung und Schwarzfärbung mit Ferriazetatlösung. An den Präzipitaten konnte ich gewöhnlich zwei Teile unterscheiden, einen kompakten und einen voluminösen; beim ersteren sind die Reaktionen stärker. Dieser Versuch ist in verschiedener Hinsicht bedeutend. Auf merkwürdige Weise wird nämlich bei *Spirogyra* in der Zelle mit Eiweiß die Anwesenheit von Gerbstoff im Zellsaft nachgewiesen und mit Gerbstoff das Vorkommen von gelöstem Eiweiß im Zytoplasma gezeigt und zu gleicher Zeit liefert der Versuch einen neuen Beweis für die Abwesenheit von gelöstem Eiweiß im Zellsaft von *Spirogyra.* Die Präzipitate mit Antipyrin, Koffein, Ammoniumkarbonat und anderen basischen Stoffen können deshalb keine Eiweißpräzipitate sein, wie Loew und Bokorny zu wiederholten Malen behauptet haben, und auch keine Präzipitate von gerbsaurem Eiweiß, wie Pfeffer annimmt. Sie geben mit Reagenzien denn auch keine Eiweißreaktionen, während Präzipitate in Zellen, die in der Tat aus Eiweiß und Gerbstoff bestehen, wie die oben besprochenen, deutliche Eiweiß- und Gerbstoffreaktionen zeigen.

---

[1] l. c. p. 1251 und 1252.

Nicht nur mit einer wässerigen, 5-proz. Ätherlösung, sondern auch mit einigen stark plasmolytisch wirkenden Salzlösungen ist es mir gelungen, Präzipitate von Gerbstoff und Eiweiß in den Zellen hervorzurufen, unter anderen mit einer 25-proz. Natriumsulfat- (Fig. 10) und mit einer 20-proz. Kaliumnitratlösung. Wenn die Vakuole sich stark zusammengezogen hat, findet sich zwischen der Vakuolewand und der Zellwand eine wässerige Lösung, in welcher die Chromatophoren und der Kern liegen, und die Eiweiß in gelöstem Zustand enthält. Wenn die Vakuolewand stirbt, kommt der Inhalt der Vakuole in Kontakt mit der umgebenden Flüssigkeit und bildet sich irgendwo an ihrer Peripherie ein Präzipitat, das aus Gerbstoff und Eiweiß besteht und mit Reagenzien sowohl Gerbstoff- als Eiweißreaktionen gibt. Wie an den oben beschriebenen Präzipitaten, kann man an demselben einen kompakten und einen voluminösen Teil unterscheiden, von denen der erstere die Reaktionen am deutlichsten zeigt. Die Vakuolewand absorbiert ein wenig Gerbstoff und zeigt mit Ferriazetatlösung eine schwache Gerbstoffreaktion.

Die letzterwähnten Versuche bilden einen eigentümlichen Kontrast zu dem Versuche mit Ätherlösung. In dem einen Falle entsteht eine Blase mit gelöstem Eiweiß in der gerbstoffhaltigen Vakuole, in dem anderen Falle befindet sich die zu einer Blase zusammengezogene Vakuole in einer wässerigen Flüssigkeit, die gelöstes Eiweiß enthält. In beiden Fällen aber bildet sich beim Absterben ein Präzipitat von Gerbstoff und Eiweiß an der Peripherie der Blase, was beweist, daß in der lebendigen Zelle beide Stoffe getrennt sind und nicht nebeneinander in gelöstem Zustande vorkommen können. Die gerbstoffhaltige Vakuole kann deshalb kein gelöstes Eiweiß enthalten.

Die Niederschläge mit Ammoniumkarbonat, Antipyrin, Koffein und anderen basischen Stoffen sind in der Tat Gerbstoffniederschläge, und die experimentale Untersuchung hat keine einzige Andeutung für einen Eiweißgehalt gegeben. Die Möglichkeit, daß sie bisweilen in geringer Quantität andere Stoffe enthalten, ist jedoch nicht ausgeschlossen. Wenn z. B. der Zellsaft neben Gerbstoff auch roten Farbstoff enthält, wie dies in den Tentakelzellen von *Drosera rotundifolia*, den Epidermiszellen der Ausläufer von *Saxifraga sarmentosa* und den Epidermiszellen von *Primula sinensis* der Fall ist, dann nehmen die Niederschläge, die die obengenannten Reagenzien hervorrufen, den Farbstoff auf. Anfangs bestehen sie aus kleinen Kügelchen und allmählich bilden sich große, rotgefärbte Kugeln.

Einfluß von Säuren und Salzen auf die Bildung der Niederschläge. Eine von Pfeffers[1]) Argumentationen für die Behauptung, daß die Niederschläge mit Ammoniumkarbonat in den lebendigen Spirogyrazellen nicht übereinstimmen mit den Niederschlägen, die Ammoniumkarbonat in Tanninlösungen hervorbringt, war, daß Ammoniumkarbonat in den Spirogyrazellen schon bei größerer Verdünnung als in Tanninlösungen einen Niederschlag hervorruft. Daß diese Erscheinung sich in der Tat ereignet, kann man leicht konstatieren. Um sie zu erklären, nimmt Pfeffer an, daß der Zellsaft außer Gerbstoff und Eiweiß auch freie Säure enthält. Nach Pfeffer veranlaßt die Bindung der Säure die Entstehung des Niederschlages von Gerbstoff und Eiweiß. Die Anwesenheit von freier Säure im Zellsaft verhindert nach ihm die Fällung.

---

[1]) l. c. p. 239 ff.

Im Zusammenhang mit der obenerwähnten Erscheinung habe ich einige Versuche angestellt. Mischt man 1 cM^3 einer 1-proz. Lösung von getrocknetem Hühnereiweiß mit 9 cM^3 destillierten Wassers und 1 cM^3 einer 1-proz. Tanninlösung, so entsteht ein Präzipitat. Nimmt man anstatt 9 cM^3 destillierten Wassers 9 cM^3 1-proz. Zitronensäurelösung, so bleibt die Mischung klar. Fügt man darauf Ammoniumkarbonatlösung hinzu, so entsteht ein Präzipitat. Dasselbe ist in einem Überschuß von Zitronensäure und in einem Überschuß von Ammoniumkarbonat löslich. 1 cM^3 einer $^1/_2$-proz. Gelatinelösung gibt mit 24 cM^3 destillierten Wassers und 1 cM^3 einer 1-proz. Tanninlösung ein Präzipitat. Nimmt man anstatt des destillierten Wassers 1-proz. Zitronensäurelösung, so bleibt die Flüssigkeit klar. Nachfolgende Zufügung von Ammoniumkarbonatlösung ruft ein Präzipitat hervor. Hieraus geht hervor, daß, wenn in der Tat Gerbstoff, Eiweiß und freie Säure nebeneinander im Zellsaft von *Spirogyra* anwesend wären, die Erklärung von Pfeffer vielleicht richtig sein könnte. Daß freie Säure und Eiweiß im Spirogyrazellsaft anwesend wären, hat er aber nicht bewiesen. Die Pfeffersche Erklärung ist denn auch falsch.

Oben haben wir schon gesehen, daß gelöstes Eiweiß im Spirogyrazellsaft nicht vorkommt. Über das Vorkommen freier Säure im Zellsaft bemerke ich, daß es mir nicht gelungen ist, sie nachzuweisen. Die Versuche, die ich angestellt habe, zeigen vielmehr, daß sie darin nicht vorkommt.

Wenn man Spirogyren mit destilliertem Wasser abwäscht und dann zerquetscht, so zeigt die Masse eine schwach sauere Reaktion gegen Lackmuspapier. Lösungen von Tannin und Spirogyragerbstoff reagieren aber auch schwach sauer. Ich versuchte darum, auf die folgende Weise freie Säure in den lebendigen Spirogyrazellen nachzuweisen. Ich brachte die Spirogyren in eine Lösung von Jodkalium (0,1 Proz.) und Kaliumjodat (0,025 Proz.), konnte aber nichts wahrnehmen, was eine Abscheidung von Jod durch freie Säure andeutete ($5\,KJ + KJO_3 + 6\,\text{-COOH} \twoheadrightarrow 6\,\text{-COOK} + 6\,J + 3\,H_2O$). Ließ ich die Spirogyren einige Zeit in 0,1-proz. Zitronensäurelösung, ehe ich sie in die Lösung von Kaliumjodid und Kaliumjodat brachte, so beobachtete ich eine schwache Blaufärbung der Stärke und eine schwache Violettfärbung der Kerne, welche Gerbstoff aus dem Zellsaft absorbiert hatten. Die Zellen waren indessen abgestorben. Die beiden Färbungen zeigen eine Aufnahme von Zitronensäure und eine Abscheidung von Jod durch diese Säure an. Falls die Spirogyren selbst freie Säure enthielten, würde auch bei dem ersten Versuche Jodabscheidung stattgefunden haben und würde man sehr wahrscheinlich auch die beiden obengenannten Farbreaktionen beobachtet haben. Ich bemerke hierbei noch, daß Spirogyren selbst gegen schwache Lösungen organischer Säure sehr empfindlich sind. In einer 0,1-proz. Lösung von Zitronensäure, Weinsteinsäure, Apfelsäure oder Chininsäure gehen sie bald zu Grunde. Schon deswegen darf man nicht erwarten, daß Spirogyren freie Säure in einer einigermaßen bedeutenden Quantität enthalten. Wenn man die Spirogyrafäden in eine verdünnte Lösung von Kongorot bringt, nimmt die Zellwand Farbstoff auf und wird demzufolge rot gefärbt. Die Spirogyren bleiben dabei lebendig. Werden sie darauf durch schwache Erwärmung getötet, so darf man annehmen, daß eventuell im Zellsaft anwesende Säure die Zellwand passiert und die rote Farbe in eine blaue umwandelt. Dies findet aber nicht statt. Auf keinerlei Weise habe ich deshalb bei *Spirogyra* freie Säure nachweisen können.

Wie sich unten zeigen wird, wird das verschiedene Verhältnis von Ammoniumkarbonat zu Gerbstofflösungen und dem Spirogyrenzellsaft durch die Anwesenheit von Salzen verursacht, welche die Fällung des Gerbstoffes durch Ammoniumkarbonat befördern.

Wenn man eine 1-proz. Ammoniumkarbonatlösung mit einem gleichen Volumen einer 1-proz. Lösung von Tannin oder Spirogyragerbstoff mischt, so bildet sich kein Präzipitat, oder es findet erst nach längerer Zeit eine Fällung statt. Enthält die Tanninlösung aber 0,1 Proz. Kalziumchlorid ($CaCl_2$), 1 Proz. kristallisiertes Magnesiumsulfat ($MgSO_4$, $7\,H_2O$), 1 Proz. kristallisiertes Magnesiumchlorid ($MgCl_2$, $6\,H_2O$), 1 Proz. Kaliumchlorid (KCl), 1 Proz. Kaliumnitrat (KNO_3), 5 Proz. oder 2 Proz. Natriumchlorid ($NaCl$), so entsteht sofort ein Präzipitat, das in einigen Fällen, besonders bei Anwesenheit von Kalziumchlorid, sehr bedeutend ist. Die Quantitäten der Kalzium- und Magnesiumsalze in den benutzten Lösungen sind so, daß bei Mischung mit der Ammoniumkarbonatlösung keine Fällung stattfindet.

Vermischte ich 50 cM^3 2-proz. Tanninlösung mit 50 cM^3 Knoppscher Nahrungsflüssigkeit und fügte ich zu diesem klaren Gemisch eine gleiche Quantität einer 1-proz. Ammoniumkarbonatlösung hinzu, so trat ein Präzipitat auf. Löste ich in dem Grabenwasser, worin die Spirogyren kultiviert wurden, 1 Proz. Tannin und vermischte ich dann die klare Lösung mit einer gleichen Quantität 1-proz. Ammoniumkarbonatlösung, so wurde das Gemisch sofort sehr trübe.

Es versteht sich, daß in dem Grabenwasser, worin die Spirogyren wachsen, und in ihrem Zellsaft Salze vorkommen und diese Salze, wie aus obigem hervorgeht, die Fällung des Gerbstoffes durch Ammoniumkarbonat befördern müssen.

Methoden der physiologischen Untersuchung.

Ältere Methoden. Die Methoden, die man bis jetzt bei höheren Pflanzen bei Untersuchungen über die physiologische Bedeutung des Gerbstoffes anwendete oder dafür empfohlen hatte, konnte ich aus verschiedenen Gründen bei *Spirogyra* nicht benutzen.

Für die titrimetrischen und gravimetrischen Methoden ist *Spirogyra* gewiß ein zu kleines Objekt. Andere Methoden, z. B. mit Kaliumbichromat, gestatten nur eine einzige Untersuchung der Objekte, da dieselben dabei getötet werden. Die Methode mit Methylenblau, die Pfeffer sehr empfohlen hat, ist für physiologische Untersuchungen ohne Wert. Das Methylenblau ist sehr giftig und als Gerbstoffreagens untauglich. Eine Methode mit Ferrizitrat und Ferriammoniumzitrat, die Büttner[1] zur Nachweisung des Gerbstoffes in lebendigen Zellen empfohlen hat, liefert unbefriedigende Resultate. Die Reagenzien dringen zu langsam durch die Zellwand und sind dem Leben schädlich. Für physiologische Untersuchungen kann sie nicht in Betracht kommen.

Erfordernisse. Keine einzige der älteren Methoden entsprach den Erfordernissen, die ich gestellt hatte. Ich wünschte nämlich über eine Methode zu verfügen, die geeignet war, bei derselben Zelle von Zeit zu Zeit den Gerbstoffgehalt mit hinreichender Genauigkeit zu bestimmen und eine eventuelle Zunahme oder Abnahme mit Gewißheit zu konstatieren, ohne sie zu töten oder ihr zu schaden. Das Bedürfnis einer derartigen Methode hatte sich fühlbar gemacht bei der Untersuchung verschiedener abnormaler Zellen, wie mehrkerniger, kernloser und solcher mit viel, wenig und ohne Chromatophoren. Während ich durch Messungen das Wachstum einer beliebigen Zelle bestimmen konnte und aus der Größe der Stärkeherde schließen konnte, ob ihr Stärkegehalt zugenommen oder abgenommen hatte, war es mir nicht möglich, zu konstatieren, ob ihr Gerbstoffgehalt sich geändert hatte.

Antipyrin und Koffein. Von den gut 60 Stoffen, die ich als Gerbstoffreagenzien geprüft habe, gehören Antipyrin, Koffein und Pyramidon zu den am wenigsten schädlichen. Dies gilt besonders für Antipyrin und Koffein. Die genannten Stoffe gehören überdies zu denjenigen, welche schnell durch die Zellwand und das Protoplasma dringen und bald im Zellsaft die schon beschriebenen Präzipitate hervorrufen, die bei Übertragung der Spirogyrafäden in Wasser bald verschwinden, wonach die Zellen wieder ganz normal aussehen und sich zu den meist verschiedenen Reagenzien wieder verhalten wie Zellen, mit welchen noch nicht experimentiert worden war.

Auf Grund dieser Tatsachen habe ich die Wirkung des Antipyrins und Koffeins ausführlich studiert, um ihren Wert für physiologische Untersuchungen genau kennen zu lernen. Hierbei habe ich darauf geachtet, ob die Fällung des Gerbstoffes im Zellsaft vollständig ist, welche Konzentration die Lösungen im Zusammenhang hiermit haben müssen, ob die Stärke des Präzipitates der Quantität des Gerbstoffes entspricht, auf welche Weise man am besten die Stärke der Niederschläge bestimmen kann, ob die Fällung vielleicht von anderen in der Zelle anwesenden Stoffen beeinflußt wird und inwiefern Antipyrin und Koffein dem Leben schädlich sind.

---

[1] Büttner, R., Über Gerbsäure-Reaktionen in der lebenden Pflanzenzelle. [Inaug.-Diss.] Erlangen 1890. p. 13 u. 24.

Wie oben erwähnt wurde, fließen die kleinen, beweglichen Kügelchen der Niederschläge, die eine 1-proz. Antipyrinlösung und eine 1-proz. oder $^1/_{10}$-proz. Koffeinlösung im Zellsaft hervorrufen, allmählich zu großen Kugeln zusammen. Bringt man Spirogyrafäden mit derartigen Kugeln in eine Ferrichloridlösung, so nehmen die Kugeln bald eine blaue Farbe an, während der Zellsaft nicht blau gefärbt wird. Zwar gibt Antipyrin mit Ferrichlorid eine rotviolette Färbung, aber die dabei entstehende Verbindung verbreitet sich bald in der Flüssigkeit, sodaß auch bei Anwendung des Antipyrins die Gerbstoffreaktion bei den Kugeln deutlich wahrnehmbar ist, während sie im Zellsaft nicht eintritt, wenn nämlich das Ferrichlorid schnell einwirkt. Bringt man die Spirogyrafäden aus der Antipyrin- oder Koffeinlösung in eine 1-proz. Osmiumsäurelösung, so werden die Kugeln anfangs blau und bald darauf schwarz, während der Zellsaft ungefärbt bleibt (Fig. 5).

Aus den obenerwähnten Versuchen geht hervor, daß der Gerbstoff durch eine 1-proz. Antipyrinlösung und eine $^1/_{10}$-proz. Koffeinlösung vollständig oder fast vollständig gefällt wird, denn sonst hätte auch der Zellsaft mit Ferrichlorid oder Osmiumsäure Blau- oder Schwarzfärbung zeigen müssen.

Aus Versuchen mit Lösungen verschiedener Stärke ging hervor, daß, wenn man eine vollständige oder fast vollständige Präzipitation wünscht, man am besten keine verdünnteren Lösungen als die obengenannten anwenden muß.

Zur Lösung der Frage, ob die Stärke der Antipyrin- und Koffeinniederschläge der Stärke der Niederschläge und Färbungen, welche andere Reagenzien hervorbringen, entspricht, stellte ich vergleichende Experimente an mit 1-proz. Antipyrin- und $^1/_{10}$-proz. Koffeinlösung und verschiedenen anderen Gerbstoffreagenzien, wie Kaliumbichromat, Osmiumsäure und Ferrisalzen, bei Spirogyrazellen mit einem verschiedenen Gerbstoffgehalt. Für diese Experimente dienten Spirogyrafäden, die einige Wochen zuvor zentrifugiert worden waren, und in welchen neben normalen auch allerlei abnormale Zellen vorkamen, wie kernlose, chromatophorenfreie, mehrkernige usw., mit sehr verschiedenem Gerbstoffgehalt.

Erst behandelte ich die Fäden mit der Antipyrin- oder Koffeinlösung und notierte die Stärke der Niederschläge in den verschiedenen Zellen; darauf brachte ich die Fäden in Wasser und, als die Niederschläge sich vollständig gelöst hatten, in eine Lösung von Kaliumbichromat, Osmiumsäure oder Ferrichlorid, wonach ich wieder die Stärke der erzielten Reaktionen notierte. Bei Vergleichung der verschiedenen Notierungen zeigte es sich, daß die Stärke der Antipyrin- und Koffeinniederschläge übereinstimmte mit der Stärke der Reaktionen der anderen Reagenzien und deshalb dem Gerbstoffgehalt der Zellen entsprach.

Die Stärke der Niederschläge mit Antipyrin und Koffein bestimmte ich auf verschiedene Weise. So beachtete ich, ob der

Kern, den man bei *Spirogyra maxima* unter normalen Bedingungen sehr deutlich beobachten kann, nach der Präzipitation des Gerbstoffes noch wahrnehmbar war. Weiter untersuchte ich, ob die Aufhängefäden, die Chromatophoren und die Stärkeherde oben und unten in der Zelle noch sichtbar waren. Um festzustellen, in welchen Zellen die Niederschläge am stärksten waren, verglich ich nach der Präzipitation die verschiedenen Zellen miteinander. Auch beachtete ich, in welchen Zellen der Niederschlag zuerst erschien und nach Übertragung in Wasser am längsten wahrnehmbar blieb. Es hatte sich nämlich gezeigt, daß der Niederschlag zuerst in den Zellen mit dem größten Gerbstoffgehalt auftritt und daß er in diesen Zellen nach Übertragung in Wasser auch am längsten wahrnehmbar bleibt.

Auch experimentierte ich mit Antipyrin- und Koffeinlösungen verschiedener Stärke. Zu diesem Zweck hatte ich 10 Antipyrinlösungen von 0,1 bis einschließlich 1 Proz. und 10 Koffeinlösungen von 0,01 bis einschließlich 0,1 Proz. bereitet. Die Spirogyren kamen zuerst in die schwächeren Lösungen und allmählich in die stärkeren. Vergleichende Versuche mit Lösungen von Antipyrin, Koffein, Tannin und Spirogyragerbstoff von verschiedener Stärke hatten mich gelehrt, daß, je größer der Gerbstoffgehalt ist, desto schwächer die Lösung ist, die eine noch gerade wahrnehmbare Fällung hervorruft.

Bei Mischung von gleichen Volumina der Gerbstofflösungen und der Antipyrin- oder Koffeinlösungen erhielt ich folgende Resultate:

0,6-proz.	Antipyrinlösung	mit	0,1-proz.	Tanninlösung	Präzipitat
0,5 „	„	„	0,1 „	„	geringes Präzipitat
0,4 „	„	„	0,1 „	„	klar
0,4 „	„	„	0,2 „	„	sehr gering. Trübung
0,3 „	„	„	0,4 „	„	klar
0,3 „	„	„	0,5 „	„	geringe Trübung
0,2 „	„	„	1 „	„	klar
0,08-proz.	Koffeinlösung	„	0,1 „	„	Präzipitat
0,07 „	„	„	0,1 „	„	klar
0,07 „	„	„	0,2 „	„	Präzipitat
0,06 „	„	„	0,2 „	„	geringes Präzipitat
0,05 „	„	„	0,2 „	„	klar
0,05 „	„	„	1 „	„	klar
0,4-proz.	Antipyrinlösung	„	1-proz.	von Sp.-Gerbstoff	Präzipitat
0,3 „	„	„	1 „	„ „	sehr gering. Präzip.
0,2 „	„	„	1 „	„ „	klar
0,07-proz.	Koffeinlösung	„	1 „	„ „	Präzipitat
0,06 „	„	„	1 „	„ „	geringes Präzipitat
0,05 „	„	„	1 „	„ „	klar

Was für Tanninlösungen und für Lösungen von Spirogyragerbstoff gilt, gilt auch für den gerbstoffhaltigen Zellsaft. So erhielt ich z. B. in Spirogyrafäden, die reichlich mit Stärke ausgestattet waren, mit 0,2-proz. Antipyrinlösung kein Präzipitat, mit

0,3-proz. nach einigen Momenten ein sehr geringes, mit 0,4-proz. sofort ein deutliches und mit 1-proz. ein reichliches Präzipitat; mit 0,03-proz. Koffeinlösung kein Präzipitat, mit 0,04-proz. ein geringes, mit 0,05-proz. ein deutliches und mit 0,1-proz. ein reichliches Präzipitat. Aus obigen Angaben folgt, daß eine Antipyrinlösung ungefähr siebenmal so stark sein muß als eine Koffeinlösung, will man denselben Effekt erreichen.

Außer den obenerwähnten Verdünnungen können auch noch mit Erfolg zwischenliegende angewendet werden. So konnte ich z. B. bei gerbstoffreichen Spirogyren mit einer 0,02-proz. Koffeinlösung nur in einem Teile der Zellen eine schwache Fällung konstatieren, während ich mit einer 0,022-proz. Koffeinlösung in allen Zellen ein deutliches Präzipitat erhielt.

Im Zellsaft der Pflanze können verschiedene Stoffe vorkommen, wie Salze, Zuckerarten, organische Säuren usw.; es frug sich, ob vielleicht einige dieser Stoffe die Präzipitation des Gerbstoffes durch Antipyrin und Koffein hemmen können. Bei den angestellten Versuchen zeigte es sich, daß organische Säuren tatsächlich hemmend einwirken können. Eine wässerige Flüssigkeit, die 0,15 Proz. Tannin und 0,15 Proz. Antipyrin enthält, ist trübe; eine ähnliche Flüssigkeit, die überdies noch 0,15 oder 0,3 Proz. Zitronensäure enthält, ist weniger trübe und eine, die 1 Proz. Zitronensäure enthält, ist klar. Eine Flüssigkeit, die 0,2 Proz. Tannin und 0,02 Proz. Koffein enthält, ist viel trüber als eine Flüssigkeit, die überdies noch 1 Proz. Zitronensäure enthält. Mit Weinsteinsäure erhält man ähnliche Resultate.

Wie oben schon besprochen worden ist, kann im Spirogyrazellsaft keine freie Säure nachgewiesen werden. Man darf darum annehmen, daß für den Nachweis des Gerbstoffes die Anwesenheit von eventuellen Spuren freier Säure von sehr geringer oder gar keiner Bedeutung ist, und zwar um so sicherer, weil die Gerbstoffreagenzien in Überschuß angewendet werden.

Untersuchungen über die Schädlichkeit des Antipyrins und Koffeins. Bei den vorläufigen Versuchen hatte es sich schon gezeigt, daß die Spirogyren in den Lösungen einiger Gerbstoffreagenzien Stunden und Tage lang lebendig bleiben konnten. Besonders war das der Fall mit Antipyrin- und Koffeinlösungen, mit denen ich eine Anzahl vergleichende Versuche anstellte.

Ich brachte übereinstimmende Stückchen von Spirogyrafäden in sterilisiertes Grabenwasser oder destilliertes Wasser und in Antipyrin- oder Koffeinlösungen verschiedener Stärke, welche mit demselben Wasser bereitet worden waren. In jedem Stückchen bestimmte ich die Länge einiger nacheinander folgenden Zellen, die sich in der Mitte des Stückchens befanden. In jedem Falle wiederholte ich einige Male diese Messungen, jedesmal nach einer Periode von einem oder mehreren Tagen. Zu den Versuchen dienten Spirogyren, die reichlich mit Stärke und Gerbstoff ausgestattet waren.

In den folgenden Tabellen habe ich angegeben: Die Art der Flüssigkeit, den Antipyrin- und Koffeingehalt in Prozenten, die Data, die Zahl der bei dem Anfang des Versuches gemessenen Zellen und die Zahl der Zellen nach jeder Periode, welche eventuell durch Teilung zugenommen hatte, beide Zahlen mit fett gedruckten Ziffern, das durchschnittliche Längenwachstum der Zellen in jeder Periode und das totale Längenwachstum, beide in Prozenten.

Die Tabellen I bis einschließlich XII beziehen sich auf den Einfluß des Antipyrins und Koffeins. Die Tabellen XIII, XIV und XV habe ich hinzugefügt, um die Ziffern in den 12 ersten Tabellen besser beurteilen zu können.

Tabelle I.

Antipyrin, Grabenwasser, April 1909.

Proz. Antip.	20.	21.		22.		23.		24.		25.		26.		27.		28.		29.	
0	**4**	**5**	12,2	**6**	10,9	**7**	19,4	**9**	14,4	**9**	13	**9**	5,9	**11**	8,5	**11**	7,5	**11**	5,4
1/16	**5**	**6**	9,5	**6**	8,2	**6**	14,8	**6**	13,8	**6**	10,6	**6**	5	**7**	4,1	**7**	2,8	**7**	2,3
1/8	**5**	**6**	10,6	**6**	4	**6**	8	**6**	9,3	**6**	8,2	**6**	3	**6**	4,4	**6**	1,9	**6**	3,2
1/4	**4**	**6**	2,8	**6**	2,4	**6**	2,1	**6**	2,8	**6**	1,9	**6**	2,3	**6**	1	**6**	1,6	**6**	0,3
1/2	**6**	**6**	2,3	} keine Zellteilungen und kein meßbares Längenwachstum.															
1	**6**	**6**	0,7																

Tabelle II.

Antipyrin, Grabenwasser, Mai 1909.

Proz. Antip.	18.	22.		26.	
0	**4**	**9**	142,6	**16**	62,1
1/4	**4**	**8**	7,5	**8**	14,8
1/2	**2**	**2**	13,3	**2**	0,5
1	**3**	**3**	0,9	tot	

Tabelle III.

Antipyrin, Grabenwasser (stets 18° C).

Dezember 1910 und Januar 1911.

Proz. Antip.	15. XII.	22. XII.		29. XII.		5. I.		12. I.	
0	**4**	**14**	99,8	**32**	132,3				
0	**4**	**9**	101,8						
0,1	**4**	**8**	55,6	**16**	72,8	**16**	40	**20**	19,1
0,2	**4**	**4**	30,4	**4**	53,4	**12**	7,3	**12**	11,8
0,4	**4**	**4**	4,8	**4**	5	**5**	13,1	**5**	10,8
0,8	**4**	viele Zellen tot.							

Tabelle IV.

Antipyrin, Grabenwasser (stets 18° C), Dezember 1910.

Proz. Antip.	5. XII.	12. XII.	
0	**4**	**8**	100
0	**4**	**8**	85,5
0,1	**4**	**8**	47
0,2	**4**	**8**	19,8
0,4	**4**	**4**	5,2
0,8	**4**	**4**	0,1

Tabelle VA.

Antipyrin, destilliertes Wasser, Juni 1909.

Proz. Antip.	2.	4.		6.		8.		10.		12.		14.		16.		18.		20.		22.		24.	
0	**4**	**4**	17,9	**8**	24,9	**8**	2,5	**8**	0,4														
1/100	**4**	**6**	14,7	**6**	28,1	**6**	4,5	**6**	5,5	**6**	0,7	**6**	7,3	**7**	13	**7**	7,6	**7**	1	**7**	5,5	**7**	6
1/25	**4**	**4**	10,6	**8**	18,9	**8**	20,7	**8**	17,1	**12**	12,1	**16**	14	**16**	8,6	**16**	4,8	**16**	2,2	**16**	2,1		
1/10	**4**	**5**	7,9	**8**	13,1	**8**	8,9	**8**	13,9	**8**	6,7	**8**	5,6	**8**	4,3	**8**	6,2	**8**	6,3	**8**	1		

0 12. Juni die meisten Zellen tot.
1/100 9. Juli die meisten Zellen tot.
1/25 30. Juni viele Zellen tot.
1/10 30. Juni viele Zellen tot.

Tabelle VB (gehört zu VA).

Totales Längenwachstum vom Anfang des Versuches an.

Proz Antip.	4.	6.	8.	10.	12.	14.	16.	18.	20.	22.	24.
0	17,9	47,3	51	51,7							
1/100	14,7	46,9	53,6	62	63,2	75,2	97,9	113	115,6	127,4	176,7
1/25	10,6	31,5	58,7	87,9	110,6	140	160,7	173,4	179,8	185,7	
1/10	7,9	22	32,9	51,3	61,4	70,4	78	89,1	101	103,9	

Tabelle VI.

Antipyrin, kohlensäureanhydridfreies destilliertes Wasser. Juni und Juli 1909.

Proz. Antip.	24.VI.	26. VI.		28. VI.		30. VI.		2. VII.		4. VII.	
0	**2**	**2**	19,5	**2**	10,3	**3**	2,7	**4**	6	**4**	4,9
0	**2**	**2**	18,5	**3**	4,8	**4**	5,3	**4**	2,9		
1/100	**2**	**3**	25	**3**	5,1	**3**	0,2	**3**	0,2		
1/25	**2**	**2**	17,9	**2**	10,4	**2**	0				
1/10	**2**	**2**	11,7	**2**	2,1						

Tabelle VII.

Koffein, Grabenwasser, April 1909.

Proz. Koff.	24.	25.		26.		27.	
0	4	8	9	8	21,3	8	28,6
$^1/_{80}$	6	8	2,1	9	3,3	9	2,8
$^1/_{80}$	5	7	2,1	8	3,7	8	2,8
$^1/_{40}$	4	4	1,2	4	0,9	4	1,9
$^1/_{20}$	3	3	1,3	3	0,6	3	1,2
$^1/_{10}$	6	6	1,6	6	1,4		

Tabelle VIII.

Koffein, Grabenwasser, Juli 1909.

Proz. Koffein	Zellen 6. Juli	Zellen 8. Juli	Wachstum vom 6.—8. Juli	Zellen 10. Juli	Wachstum v. 8.—10. Juli	totales Wachstum bis 10. Juli	Zellen 12. Juli	Wachstum v. 10.—12. Juli	totales Wachstum bis 12. Juli	Zellen 14. Juli	Wachstum v. 12.—14. Juli	totales Wachstum bis 14. Juli
0	4	8	25,8	11	42,8	79,7	19	65,9	198,1	43	75,4	442,8
0	4	8	16,8	8	39,2	62,6						
$^1/_{100}$	4	8	12,2	8	28,7	44,3	16	52,9	120,7	30	47,2	228,8
$^1/_{10}$	4	4	1,9	4	1,3	3,2	4	0,4	3,6	4		
1	4	4	1,4	4	0,6	2	4	0,1	2,1	4		

Tabelle IX.

Koffein, Grabenwasser (stets 18° C), Februar 1911.

Proz. Koff.	2.	9.		16.		23.	
0	4	11	181,3	32	152,2	32	52,7
0	5	18	208,4	48	155,4	59	65,3
0,01	4	8	82,6	17	114	25	51
0,02	4	4	5,1	4	35,9	7	53,3
0,08	4	4	3	4	7,2	4	16,1

Tabelle X.

Koffein, Grabenwasser (stets 18° C), Januar 1911.

Proz. Koff.	23.	30.	
0	5	26	194,4
0	4	16	154,6
0,01	4	16	143,9
0,02	6	6	8

Tabelle XI.

Antipyrin, Koffein, Grabenwasser, August 1909.

No. 1 und 2 stets in Grabenwasser. No. 3, 4 und 5 12. und 13. August $^1/_2$ Stunde und 14., 15., 16. und 17. August 10 Minuten in 1 % Antipyrinlösung, 0,1 % Koffeinlösung oder 1 % Koffeinlösung.

	12.	14.		16.		18.		totales Wachstum
No. 1 stets in Grabenwasser	4	8	44,5	8	30,2	15	31,7	147,6
No. 2 stets in Grabenwasser	4	8	24,9	8	23,8	9	30,9	102,5
No. 3 täglich in 1 % Antip.	4	6	21,7	8	29,6	9	32,7	109,2
No. 4 täglich in 0,1 % Koff.	4	8	16,8	8	21,5	8	26	78,9
No. 5 täglich in 1 % Koff.	4	8	26,4	8	43,1	8	24,3	124,9

Tabelle XII.

Antipyrin, Koffein, Grabenwasser, Juli 1909.

No. 1 stets in Grabenwasser, No. 2, 3 und 4 26., 27., 28. und 29. Juli 10 Minuten, 30. Juli 15 Minuten und 31. Juli 20 Minuten in 1 % Antipyrinlösung, 0,1 % Koffeinlösung oder 1 % Koffeinlösung.

	26.VII.	28. VII.		30. VII.		1. VIII.		totales Wachstum
No. 1 stets in Grabenwasser	4	8	64	15	71,2	16	47,5	314
No. 2 täglich in 1 % Antip.	4	8	80,6	14	69,5	16	45,8	346,4
No. 3 täglich in 0,1 % Koff.	4	8	74,8	16	56,5	16	49,2	308,5
No. 4 täglich in 1 % Koff.	4	8	45,6	14	90,1	16	50,5	316,4

Tabelle XIII.

Einfluß der Erneuerung des Grabenwassers. Januar und Februar 1911.

No. 1 und 2 am Fenster, Temperatur nicht konstant. No. 3 und 4 im Brutschrank, Temperatur stets 19° C.

	20. I.	27. I.		3. II.		10. II.	
No. 1 Grabenw. nicht erneut	4	4	29,3	8	43,1	8	15
No. 2 20. Jan. in neues Grabenw.	4	4	22	16	65,2	16	35,9
No. 3 Grabenw. nicht erneut	4	12	116,2	12	40	14	30,1
No. 4 20. Jan. in neues Grabenw.	4	12	149,9	42	209,2	± 100	131,2

Tabelle XIV.

Verschiedenheiten beim Wachstum normaler Zellen.

Anfang des Versuches 27. November.

	2. XII.		11. XII.		25. XII.		4. II.	
Zelle No. 1	1	28	1	30	2	28	2	52
Zelle No. 2	1	22	1	34	2	30	2	58
Zelle No. 3	1	18	1	25	1	20	2	47
Zelle No. 4	1	19	1	34	1	16	2	48

Tabelle XV.
Verschiedenheiten beim Wachstum normaler Zellen.
Anfang des Versuches 2. Mai.

	5. V.		9. V.		13. V.	
Zelle No. 1	2	27	4	74	8	78
Zelle No. 2	2	20	4	83	8	81
Zelle No. 3	1	26	2	52	4	80
Zelle No. 4	1	30	2	45	4	53
Zelle No. 5	2	29	4	82	8	68
Zelle No. 6	2	26	4	97	8	87

Bei der Beurteilung der Schädlichkeit des Antipyrins und Koffeins habe ich besonders acht gegeben auf das Längenwachstum der Spirogyrazellen. Im allgemeinen darf man annehmen, daß das Längenwachstum geringer, je nachdem die schädliche Einwirkung größer ist. Ein genauer Maßstab ist das Längenwachstum jedoch nicht. Es ist das Resultat vieler Faktoren. Bisweilen kann ein gewisser Faktor, z. B. das Licht, unter gewissen Bedingungen, hemmend auf das Wachstum einwirken, ohne daß man darum von einem schädlichen Einfluß reden darf. Auch muß man beachten, daß das Wachstum normaler Zellen fortwährend der Veränderung unterliegt und daß das Wachstum von Zellen, die sich in demselben Faden nebeneinander befinden, und selbst von Schwesterzellen bisweilen sehr verschieden ist (Tab. XIV und XV). Allerlei bekannte und unbekannte Faktoren beeinflussen das Wachstum. Die Übertragung der Spirogyren in neues sterilisiertes Grabenwasser z. B. befördert das Wachstum. Das Resultat ist nicht sofort, sondern erst nach einigen Tagen merkbar (Tabelle XIII, Nr. 1 und 2). Es zeigte sich nicht nur nach Übertragung in neues Grabenwasser, sondern auch noch Übertragung in sehr verdünnte, mit Grabenwasser bereitete Antipyrin- und Koffeinlösungen.

Aus obigem geht hervor, daß man aus den Ziffern, welche die Versuche mit Antipyrin und Koffein ergeben haben, nur mit größter Vorsicht Schlüsse ziehen darf und daß man kleine Verschiedenheiten außer Betracht lassen muß.

Die Zufügung von Antipyrin oder Koffein zu dem Grabenwasser in so großer Quantität, daß im Zellsaft Fällung des Gerbstoffes stattfindet, ist gewiß dem Leben schädlich. Das Längenwachstum ist dann sehr gering oder hört ganz auf. Kern- und Zellteilungen finden nicht mehr statt. Die Zellen zeigen allerlei Abnormalitäten. Die Chromatophoren werden längs der Wand verschoben und der Kern verliert seine Stelle im Zentrum der Zelle. Nach einigen Tagen, oft erst nach einigen Wochen, sterben die Zellen, während die im Grabenwasser kultivierten Spirogyren kräftig weiter wachsen. Derartige Resultate erhielt ich, wenn dem Grabenwasser 0,5, 0,8 oder 1 Proz. Antipyrin oder 0,1 oder 1 Proz. Koffein zugefügt worden war (Tabelle I, II, III, IV, VII, VIII, IX und X).

Vergleichende Versuche mit 1-proz. Antipyrin- und 0,1-proz. Koffeinlösung zeigten, daß letztere Lösung minder schädlich war. Nach einigen Wochen waren in der Koffeinlösung alle oder fast alle Zellen noch lebendig, während in der Antipyrinlösung alle oder fast alle abgestorben waren.

Wenn soviel Antipyrin oder Koffein dem Grabenwasser zugefügt war, daß kein oder nur ein geringes Präzipitat entstand, nämlich $^1/_4$ Proz. Antipyrin oder $^1/_{50}$ oder $^1/_{80}$ Proz. Koffein, war das Wachstum noch gering, aber doch schon von einiger Bedeutung. (Vergl. die obengenannten Tabellen.) Im allgemeinen war der nachteilige Einfluß geringer. Bisweilen kamen jedoch noch Abweichungen im Wachstum vor; so sah ich z. B. in den Koffeinlösungen oft unvollständig entwickelte Scheidewände.

Andere Resultate erzielte ich, wenn ich dem Grabenwasser noch weniger Antipyrin oder Koffein zugefügt hatte, nämlich $^1/_{100}$, $^1/_{25}$ oder $^1/_{10}$ Proz. Antipyrin oder $^1/_{100}$ Proz. Koffein. (Vergl. die obgenannten Tabellen.) Die Spirogyren behielten ihr normales Aussehen; die Kern- und Zellteilungen hatten gewöhnlich einen normalen Verlauf, traten aber in einer geringeren Anzahl auf als in den in Grabenwasser kultivierten Spirogyren, während das Längenwachstum auch geringer war. Die Antipyrin- und Koffeinlösungen üben in diesem Fall einen hemmenden Einfluß auf das Wachstum und auf die Vermehrung der Spirogyrazellen aus.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Präzipitation des Gerbstoffes eine Rolle bei der Hemmung und bei dem Aufhören des Längenwachstums spielt. Diese Erscheinungen werden aber nicht ausschließlich durch die Bindung des Gerbstoffes verursacht, denn auch bei *Cladophora,* bei welcher Pflanze man keinen Gerbstoff nachweisen kann, findet in Antipyrinlösungen Hemmung oder Stillstand des Wachstums statt. Bei *Cladophora glomerata* erhielt ich, was das Längenwachstum der Zellwand betraf, folgende Resultate:

	Längenwachstum von 3 Zellen vom 7. bis 12. Juli	Zellenvermehrung vom 7. bis 12. Juli
In dem Wasser, in welchem die Fäden in der Natur wuchsen	95%	von 3 bis 7 Zellen
In demselben Wasser mit $^1/_{10}$% Antipyrin	32%	von 3 bis 5 Zellen
In demselben Wasser mit 1% Antipyrin.	0%	keine Vermehrung

Die Frage, ob der Einfluß des Antipyrins und Koffeins unter allen Bedingungen für das Leben schädlich sei, darf man nicht bejahen. Dies zeigte sich bei vergleichenden Versuchen mit Spirogyren, die in verdünnte Lösungen von Antipyrin in destilliertem Wasser und in destilliertes Wasser übertragen wurden. (Vergl. Tabelle V A und V B.) Die hemmende Einwirkung des Antipyrins auf das Wachstum war anfangs sehr merkbar, aber allmählich änderte sich das und später waren die Spirogyren in den Antipyrinlösungen in einer günstigeren Kondition als die, welche sich im destillierten Wasser befanden. Das Wachstum, und zwar auch das totale Wachstum, war bei ersteren bedeutender geworden, während sie auch länger lebendig blieben. Nachdem diese Resultate erzielt worden waren, erhob sich die Frage, ob die Spirogyren vielleicht auch das Antipyrin mit Vorteil verwerten können.

Versuche mit Spirogyren in kohlensäureanhydridfreiem, destilliertem Wasser und in kohlesäurenanhydridfreien Antipyrinlösungen, welche mit destilliertem Wasser bereitet worden waren, lieferten keine bestimmten Resultate (Tabelle VI).

Nachdem die Versuche mit Antipyrin und Koffein zu dem Resultate geführt hatten, daß schwache Lösungen dieser Stoffe dem Leben nicht immer nachteilig sind, studierte ich den Einfluß täglicher kurzer Einwirkungen der benutzten stärkeren Lösungen. Falls es sich zeigte, daß z. B. eine tägliche Einwirkung einer 1-proz. Antipyrinlösung oder einer $^1/_{10}$-proz. oder 1-proz. Koffeinlösung während 10 Minuten keinen schädlichen Einfluß ausübte, würde man in diesen Lösungen für physiologische Untersuchungen sehr wertvolle Gerbstoffreagenzien besitzen. Eine Zeit von 10 Minuten reicht aus, um allen oder fast allen Gerbstoff zu fällen und den Gerbstoffgehalt zu beurteilen. Die Spirogyren können danach mit Grabenwasser ausgewaschen werden und darin fortwachsen. Von Zeit zu Zeit würde man deshalb dieselben Zellen untersuchen können, ohne ihnen zu schaden.

Im Zusammenhang hiermit habe ich bei Spirogyren, die ich in sterilisiertem Grabenwasser kultivierte, mit 1-proz. Antipyrin- und $^1/_{10}$- und 1-proz. Koffeinlösungen vergleichende Versuche angestellt. (Vergl. Tabelle XI und XII.) Das Resultat dieser Versuche war, daß ich durchaus nicht konstatieren konnte, daß ein täglicher Aufenthalt von 10, 15, 20 oder 30 Minuten in den obengenannten Lösungen einen schädlichen Einfluß auf die Spirogyren ausübte. In allen Lösungen behielten die Spirogyren ein ganz normales Aussehen. Bald war das Wachstum der Zellen, die fortwährend in Grabenwasser gewesen waren stärker, bald dasjenige der Zellen, die periodisch mit Antipyrin- oder Koffeinlösung behandelt worden waren. Die Ursache der beobachteten Verschiedenheiten muß vielmehr in den untersuchten Zellen selbst, als in der Behandlung gesucht werden, denn das Wachstum verschiedener Zellen in einer normalen und derselben Nahrungsflüssigkeit zeigt gleichfalls Verschiedenheiten. (Vergl. Tabelle XIV und XV.)

Auf Grund der obenerwähnten Resultate nehme ich an, daß ein täglicher, kurzer Aufenthalt der Spirogyrafäden in den obengenannten Lösungen für das Wachstum und den Lebensprozeß im allgemeinen nur sehr geringe oder gar keine Bedeutung hat. Für physiologische Untersuchungen kann ich die angegebene Methode deshalb sehr empfehlen.

Über die physiologische Bedeutung des Gerbstoffes.

Über den gegenwärtigen Stand des Problems. Die Meinungen der Forscher über die physiologische Bedeutung der Gerbstoffe sind immer sehr verschieden gewesen. Th. Hartig¹) nahm an, daß die Gerbstoffe sich an dem Aufbau des pflanzlichen Organismus beteiligen. Schleiden²) dagegen sah in dem Gerbstoff nur ein Zersetzungsprodukt der Zellwand. In Übereinstimmung mit der Ansicht Hartigs kam Wigand³) zu dem Schlusse, daß der Gerbstoff einen wesentlichen Faktor im chemischen Prozeß des Pflanzenlebens bildet, und zwar physiologisch als ein Glied in der Reihe der Kohlenhydrate, auf deren Bildung und Umbildung vorzugsweise der Lebensprozeß der Pflanze beruht, zu betrachten ist. Im Gegensatz zu der Stärke, die sich als Reservestoff in den Ruhezeiten der Vegetation bildet, gehört nach Wigand der Gerbstoff im allgemeinen in die Reihe der flüssigen, aktiven, die bildende Tätigkeit bedingenden Stoffe. In gewissen Fällen scheint er jedoch, nach dem genannten Forscher, auch als Reservestoff zu fungieren. Aus obigem geht hervor, daß nach Wigand der Gerbstoff ein höchst bedeutendes Produkt des Stoffwechsels im Pflanzenleben ist. Kein anderer Forscher hat dies so deutlich und entschieden behauptet.

Die Ansicht Wigands ist besonders von Sachs bestritten worden, während sie im allgemeinen unter den Botanikern wenig Beistimmung gefunden hat, was unter anderm folgt aus dem Abschnitt über die physiologische Bedeutung der Gerbsäuren in Czapeks Biochemie der Pflanzen⁴), wo die Ansicht Wigands mit der Th. Hartigs⁵) über das Gerbmehl als Sitz des Gerbstoffes und des organisierten Reservestoffes zu den irrigen Auffassungen über die physiologische Rolle der Gerbsäuren gerechnet wird. Wigand hat seine Beobachtungen, auf denen seine Folgerugen beruhen, nicht ausführlich mitgeteilt, was wahrscheinlich dazu beigetragen hat, daß andere Autoren sie bald zurückgewiesen haben.⁶)

Die Ansicht über die Rolle der Gerbstoffe, zu welcher Sachs⁷) auf Grund seiner Untersuchnngen über die Keimung verschiedener

---

¹) Hartig, Th., Entwicklungsgeschichte des Pflanzenkeims. 1858. p. 103.

²) Scheiden, M. J., Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik. 1861. p. 141.

³) Wigand, A., Einige Sätze über die physiologische Bedeutung des Gerbstoffes und der Pflanzenfarbe. (Bot. Zeitung. Jahrg. 20. 1862. p. 121 u. 129.)

⁴) p. 588.

⁵) Hartig, Th., Das Gerbmehl. (Bot. Zeitung. Jahrg. 23. 1865. p. 53.) Weitere Mitteilungen das Gerbmehl betreffend. (Bot. Zeitung. Jahrg. 23. 1865. p. 235.)

⁶) Vergl. Kutscher, Emil, l. c. p. 37.

⁷) Sachs, J., Physiologische Untersuchungen über die Keimung der Schminkbohne (*Phaseolus multiflorus*). (Sitzber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. 37. 1859. p. 57.) — Zur Keimungsgeschichte der Dattel. (Bot. Zeitung. Jahrg. 20. 1862. p. 241 u. 249.) — Handbuch der Experimental-Physiologie der Pflanzen. 1865. p. 360.)

Samen gekommen ist, hat mehr Eingang gefunden als die Ansicht Wigands. Sachs betrachtete die bei der Keimung sich bildenden Gerbstoffe nur als Exkretionsprodukte, Nebenprodukte oder Zersetzungsprodukte. Er fand es sehr unwahrscheinlich, daß die Gerbstoffe irgendwie als Baumaterial an der Gewebebildung sich beteiligen.

Die Resultate einiger anderer Forscher schließen sich denjenigen von Sachs an. So kommt z. B. Kraus[1]), der sich besonders für die physiologische Bedeutung der Gerbstoffe interessiert hat, zu der Konklusion, daß der gebildete Gerbstoff sich in keinem Fall mehr an dem Stoffwechsel beteiligt. Nach Gerber[2]) verschwinden die Gerbstoffe durch Oxydation, ohne daß dabei Kohlenhydrate entstehen. Af Klercker[3]) betrachtet die Gerbstoffe als Exkretionsprodukte. Waage[4]) nennt sie Nebenprodukte des Stoffwechsels. Büsgen[5]) behauptet, daß die gemachten Beobachtungen in keinem Fall uns zu der Annahme berechtigen, daß der Gerbstoff als Baustoff fungiert. Dagegen spielt nach Schulz[6]) der Gerbstoff in den immergrünen Blättern die Rolle eines Reservestoffes.

Nach einigen Forschern muß man die Gerbstoffe in einigen Fällen als Exkretionsprodukte oder als Nebenprodukte des Stoffwechsels betrachten, während sie in anderen Fällen sich an dem Stoffwechsel beteiligen und zu Baumaterial dienen. Derartige Resultate haben Schell[7]), Kutscher[8]) und Westermaier[9]) erzielt.

Nach Schroeder[10]) ist der Gerbstoff der Birke (*Betula alba* L.) und des Ahorns (*Acer platanoides* L.) kein Reservestoff und auch kein Exkretionsprodukt. Wahrscheinlich bildet er, sagt genannter Forscher, ein Endprodukt des Stoffwechsels, während es weiteren Untersuchungen vorbehalten bleibt, über die physiologische Bedeutung zu entscheiden.

Bei vielen Forschern hat die Meinung Eingang gefunden, daß die Gerbstoffe dazu dienen, die Pflanzen gegen äußere, schädliche Einwirkungen zu schützen. Dieselben könnten sehr verschieden sein. Stahl[11]) behauptet, daß der Gerbstoff wegen seines unangenehmen Geschmacks als Schutzmittel gegen Tiere, besonders gegen Schnecken, dient. Auch Kraus[1]) ist der Meinung zugetan, daß der Gerbstoff ein Schutzmittel sei, und zwar nicht nur gegen Tierfraß, sondern auch gegen Fäulnis.

---

[1]) Kraus, G., Grundlinien einer Physiologie des Gerbstoffes. 1889. p. 38 u. 44.

[2]) Gerber, C., Rôle des tannins dans les plantes et plus particulièrement dans les fruits. (Compt. rend. T. 124. p. 1106.)

[3]) l. c. p. 50.

[4]) l. c. p. 250.

[5]) l. c. p. 59. — Erläuterung zu dem Referat über Beobachtungen etc. (Bot. Zeitung. 1890. p. 381.)

[6]) l. c. p. 256.

[7]) Schell, J., Physiologische Rolle der Gerbsäure. Kazan 1874. [Russisch.] (Botan. Jahresber. Jahrg. III. 1875. p. 876.)

[8]) l. c. p. 73.

[9]) Westermaier, M., Zur physiol. Bedeutung des Gerbstoffes in den Pflanzen. (Sitzungsber. d. königl. preuß. Akad. d. Wissensch. Berlin. Jahrg. 1885. Halbbd. 2. p. 1124 u. 1125.)

[10]) Schroeder, J., Die Frühjahrsperiode der Birke (*Betula alba* L.) und des Ahorns (*Acer platanoides* L.). (Die landwirtsch. Versuchs-Stat. Bd. XIV. 1871. p. 146.)

[11]) Stahl, Ernst, Pflanzen und Schnecken. (Jenaisch. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXII. N. F. Bd. XV. p. 590 u. 594.)

Bei Pflanzen mit überwinternden Laubblättern ist Warning[2]) zu dem Schluß gekommen, daß der Gerbstoffreichtum des Hautgewebes vielleicht ein Schutzmittel gegen Austrocknen bildet, im Winter gegen die für die Vegetation besonders gefährlichen, kalten, trockenen Winde schützt und zur schnellen Wiederherstellung des verlorenen Turgors dient. Schell[3]) findet es wahrscheinlich, daß der Gerbstoff in Samen ein Schutzmittel gegen äußere, schädliche Einflüsse bildet. Auch Büsgen[4]) nimmt an, daß der Gerbstoff die Pflanze schützt.

Andere Autoren haben den Gerbstoffen wieder andere Funktionen zugeschrieben. Nach Gerber[5]) verhindern sie in den Früchten die pectischen Umwandlungen und die Gärung des Zuckers. Pfeffer[6]) findet es sehr wahrscheinlich, daß die Rolle der Gerbstoffe auch darin besteht, daß sie Zucker und andere Stoffe in den Zellen festhalten. Kutscher[7]) glaubt, daß der Gerbstoff als Respirationsmittel dient und im Atmungsprozeß einer Oxydation anheimfällt.

Im Zusammenhang mit dem Stoffwechsel in den Pflanzen sind den Gerbstoffen noch verschiedene andere Rollen zugeschrieben worden. So nahm Wigand[8]) an, daß die roten Farbstoffe aus Gerbstoffen entstehen, mit welcher Ansicht unter anderen Pick[9]), Mielke[10]) und Tschirch[11]) einverstanden sind. Einige meinen, daß der Gerbstoff mit der Harzbildung zusammenhängt. Wiesner[12]) glaubt, daß die Stärke und die Zellwand sich in Gerbstoff umwandeln können und nachher in Harz. Auch Schell[13]) und Mielke[14]) betrachten den Gerbstoff als einen Übergang von Stärke zu Harz und von Zellulose zu Harz. Beide nehmen aber auch an, daß der Gerbstoff sich in Stärke umwandeln kann. Bastin und Trimble[1]) sind auf Grund ihrer Untersuchungen über die Harzgänge der Koniferen auch der Ansicht, daß Gerbstoff und Harzbildung miteinander zusammenhängen.

---

[1]) l. c. p. 21.

[2]) Warming, E., Beobachtungen über Pflanzen mit überwinternden Laubblättern. (Botan. Centralbl. Jahrg. IV. Bd. 16. 1883. p. 350.)

[3]) l. c. p. 877.

[4]) l. c. p. 58.

[5]) l. c.

[6]) Pfeffer, W., Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. (Untersuch. a. d. botan. Instit. Tübingen. Bd. 2. 1886—1888. p. 310.)

[7]) l. c. p. 73.

[8]) l. c.

[9]) Pick, H., Über die Bedeutung des roten Farbstoffes bei den Phanerogamen und die Beziehungen desselben zur Stärkewanderung. (Botan. Centralbl. Jahrg. IV. 1883. p. 284.)

[10]) Mielke, G., Über die Stellung der Gerbsäure im Stoffwechsel der Pflanzen. (Progr. d. Realschule vor d. Holstentore in Hamburg. 1893; Ref. Botan. Centralblatt. Bd. 59. 1894. p. 281.)

[11]) Tschirch, A., Schweiz. Wochenschr. f. Pharm. No. 7; Pharm. Zentralbl. 1891. p. 141.)

[12]) Wiesner, J., Über die Entstehung des Harzes im Inneren der Pflanzenzellen. (Sitzber. d. Wien. Akad. Bd. 52. Abt. II. 1865. p. 126 u. 129; Ref. Jahresber. üb. d. Fortschr. d. Chem. 1865. p. 627.)

[13]) l. c.

[14]) l. c.

Nach Buignet[2]) beteiligt der Gerbstoff sich in den Früchten an der Bildung des Zuckers und nach Stadler[3]) liefert er in den Nektarien von *Oenothera* und *Saxifraga* das Material zur Bildung des Honigs.

Im Zusammenhang mit dem Studium der physiologischen Bedeutung der Gerbstoffe und des Stoffwechsels in den Pflanzen muß man auch die Ansichten der Botaniker über Wanderung und Entstehung der Gerbstoffe berücksichtigen. Einige Forscher nehmen an, daß die Gerbstoffe in den Pflanzen wandern können, nämlich Kraus, Moeller und Westermaier. Nach Kraus[4]) wandert der Gerbstoff als Gerbstoff. Moeller[5]) glaubt, daß die Kohlenhydrate in der Gestalt von Gerbstoffverbindungen wandern. Westermaier[6]) läßt es unentschieden, ob der Gerbstoff als Gerbstoff wandert und ob die Stärke in der Gestalt von Gerbstoff oder eines löslichen Kohlenhydrates wandert.

Über die Entstehung der Gerbstoffe in den Pflanzen haben die Botaniker sehr verschiedene Ansichten. Wie oben erwähnt, ist nach Schleiden[7]) der Gerbstoff ein Zersetzungsprodukt der Zellwand. Nach Th. Hartig[8]) bildet sie sich beim Keimungsprozeß von *Quercus pedunculata* aus Stärke. Auch nach Schell[9]) entsteht bei der Keimung der Samen von *Faba vulgaris* und *Pisum stativum* Gerbstoff aus Stärke. Mielke[10]) nimmt an, daß die Gerbstoffe aus Kohlenhydraten, aus Gerbstoffglucosiden und auch aus Stärke und Zellulose entstehen. Nach Westermaier[11]) sind die Gerbstoffe Assimilationsprodukte, aber er behauptet auch, daß sie sich bei Zersetzung von Eiweißkörpern bilden können. Schroeder[12]) nimmt an, daß sie in den Pflanzen aus organischer Substanz durch Oxydation gebildet werden. Kraus[13]) glaubt, daß sie bei der Synthese der Eiweißkörper aus amidartigen Substanzen entstehen. Durch die Untersuchungen von Moeller[1]) an den Blättern von *Ampelopsis hederacea* und von Büsgen[2]) an keimenden Samen von *Vicia Faba* und abgeschnittenen Blättern auf 10-proz. Glucoselösung ist die Entstehung des Gerbstoffes aus Zucker angezeigt worden.

---

[1]) Bastin E., a. Trimble, H., A contribution to the knowledge of some North Amerikan Coniferae. (Amer. Journ. Pharm. Vol. 68. 1896.)

[2]) Buignet, H., Recherches sur la matière sucrée contenue dans les fruits acides, son origine, sa nature et ses transformations. (Compt. rend. T. 51. p. 894.)

[3]) Stadler, S., Beiträge zur Kenntnis der Nectarien und der Biologie der Blüten. Berlin 1886.

[4]) l. c. p. 20.

[5]) l. c. p. LXXX.

[6]) Westermaier, M., Neue Beiträge zur Kenntnis der physiologischen Bedeutung des Gerbstoffes in den Pflanzengeweben. (Sitzber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin. Jahrg. 1887. Halbbd. 1. p. 134.)

[7]) l. c. p. 141.

[8]) l. c. p. 102.

[9]) l. c.

[10]) l. c.

[11]) Zur physiol. Bedeutung des Gerbstoffes in den Pflanzen. (l. c. p. 1124.)

[12]) l. c. p. 146.

[13]) Grundlinien. p. 47.

Kraus[3]) und Westermaier[4]) haben in einigen Fällen nachgewiesen, daß die Bildung der Gerbstoffe von dem Einfluß des Lichtes abhängig ist.

Aus obigem geht hervor, daß die Ansichten der Botaniker über die physiologische Bedeutung der Gerbstoffe sehr verschieden sind. Man kann sie der Hauptsache nach wie folgt zusammenfassen: Nach einigen sind die Gerbstoffe für die Pflanzen ohne Wert und Abfallprodukte des Stoffwechsels. Andere betrachten die Gerbstoffe als Schutzmittel gegen verschiedene schädliche, äußere Einflüsse. Nur wenige glauben, daß die Gerbstoffe sich an dem Aufbau des pflanzlichen Organismus beteiligen. Einige meinen, daß sie in den Pflanzen verschiedene Funktionen haben können.

Daß die physiologische Bedeutung des Gerbstoffes noch so wenig geklärt worden ist, wird verschiedenen Ursachen zugeschrieben. Nach Czapek[5]) haben bisweilen einzelne auf mikroskopischem oder chemischem Wege festgestellte Tatsachen zur Generalisierung und zur Ausarbeitung unhaltbarer Theorien Veranlassung gegeben. Dekker[6]) weist überdies auf die Unvollkommenheit der Untersuchungsmethoden und die einseitige Anwendung derselben hin, was Verwechslung von Gerbstoffen mit anderen Pflanzenstoffen veranlaßt hat. Nach meiner Meinung muß die Hauptursache darin gesucht werden, daß man beim Ziehen der Schlüsse oft viel zu wenig Kritik geübt hat. Das physiologische Gerbstoffproblem ist gewiß sehr schwer, weil man bei seiner Lösung eine große Anzahl von Faktoren berücksichtigen muß. Diese Faktoren sind uns mehr oder weniger bekannt, aber auch unbekannte können eine Rolle spielen. Darum muß man beim Ziehen der Schlüsse sich der größten Vorsicht befleißigen. Wenn man eine Erklärung einer beobachteten Erscheinung gibt, muß man reiflich erwägen, ob sie die einzig mögliche sei und muß man durch Anstellung vergleichender Versuche versuchen, sie zu beweisen. Dies alles hat bei weitem nicht in einem solchen Maße stattgefunden, wie es das schwierige Problem erfordert. Infolge einzelner Beobachtungen haben viele Forscher Erklärungen gegeben, während andere auch sehr plausibel waren, oder die Ansichten anderer Forscher bestritten, die vielleicht eine richtigere Einsicht hatten, aber dafür auch keine hinreichenden

---

[1]) Moeller, Mitt. d. naturw. Ver. f. Neu-Vorpomm. u. Rügen in Greifswald. 1887.

[2]) l. c. p. 34 und 35.

[3]) Grundlinien. p. 20 u. 44.

[4]) Zur physiol. Bedeutung des Gerbstoffes in den Pflanzen. (l. c. p. 1117.) Neue Beiträge etc. (l. c. p. 128 u. 133.)

[5]) l. c. p. 588.

[6]) l. c. D. I. p. 210 u. 211.

Gründe anführen konnten. Selbst ernsthafte Forscher sind in diesen Fehler verfallen. Mit einem Beispiele werde ich dies erläutern. Ich werde nämlich zeigen, aus welchen ungenügenden Gründen die Ansicht, daß die Gerbstoffe als Baumaterial dienen, verworfen worden ist.

Wie oben schon erwähnt wurde, glaubt Sachs nicht, daß die Gerbstoffe als Baumaterial bei der Gewebebildung fungieren. Diese Ansicht wird von Sachs teils durch Beobachtungen, teils durch einen, nach meiner Meinung falschen Schluß gestützt. Sachs[1]) stellte fest, daß bei der Keimung von Samen, die keinen Gerbstoff im Endosperm oder im Embryo enthalten, bei der Gewebebildung Gerbstoffe erscheinen und zwar zuerst da, wo die Gewebebildung gerade angefangen hat. Nie sah er während der Keimung die Gerbstoffe verschwinden oder sich vermindern. In anderen Fällen, nämlich bei der Eichel und der Kastanie, wo der Embryo Gerbstoffe enthält, nahm er auch keine Verminderung wahr, vielmehr sogar noch eine Vermehrung. Ähnliche Beobachtungen machte er bei der Entwickelung von Knospen. Sachs zieht aus den mitgeteilten Tatsachen den Schluß, daß die Gerbstoffe an den Stellen, wo sie gebildet werden, liegen bleiben und daß sie sich deshalb nicht an der Gewebebildung beteiligen, denn, wenn dies der Fall wäre, so hätte man eine Verminderung wahrnehmen müssen. Dieser Schluß ist nicht richtig. Auf Grund der Beobachtungen von Sachs hätte man ebensogut einen andern ziehen können, nämlich den, daß die Gerbstoffe im Zusammenhang mit ihrem häufigen Auftreten bei der Gewebebildung sehr wahrscheinlich dabei eine Rolle spielen. Nach meiner Meinung hat Sachs durchaus nicht bewiesen, daß der Gerbstoff an der Stelle, wo er gebildet wird. auch liegen bleibt und daß er nicht als Baumaterial bei der Gewebebildung dient. Wenn nämlich bei der Keimung der Samen mehr Gerbstoff sich gebildet hat, als umgewandelt wird, braucht keine Abnahme des Gerbstoffgehalts stattzufinden, sondern es wird sogar eine Zunahme stattfinden können. Für die Reservestoffe, wie Stärke und fettes Öl, darf man nicht annehmen, daß sie sich direkt an der Bildung der Zellwände beteiligen. Sie müssen erst in lösliche Stoffe umgewandelt werden. Angenommen, daß der Gerbstoff zu dieser Kategorie gehört, das heißt, zu den Baustoffen, die im gelösten Zustande in der Pflanze vorkommen, kann es nicht Wunder nehmen, daß für die Erhaltung des Wachstums dieser Baustoff fortwährend in genügender Qantität vorhanden ist, und daß, wenn von demselben aus dem Reservestoff mehr produziert als beim Wachstum der Zellwände verwendet wird, der Gerbstoffgehalt auch zunehmen kann. Bewiesen ist es wenigstens nicht, daß der Gerbstoff, weil keine Abnahme desselben stattfindet, an der Stelle, wo er gebildet wird, ohne verwendet zu werden, liegen bleibt und nicht zum Aufbau der Zellwände dient.

---

[1]) Physiol. Unters. über die Keimung der Schminkbohne. (l. c. p. 111.) — Zur Keimungsgeschichte der Dattel. (l. c. p. 246.). — Handbuch der Experimental-Physiologie der Pflanzen. 1865. p. 361.

Wie Sachs nimmt auch Kraus[1]) an, daß eine Zunahme des Gerbstoffgehalts bei der Keimung beweist, daß dieser Stoff nicht verwendet wird und nicht als Baustoff dient. Auf Grund quantitativer Bestimmungen des Gerbstoffgehalts kommt er bei der Keimung der Eichel zu dem Schlusse, daß nicht nur kein Gerbstoff verwendet wird, sondern daß auch seine Quantität noch zunimmt und daß er deshalb nicht dem Wachstume dient.

Während Sachs bei der Keimung der Samen nur eine Zunahme des Gerbstoffgehalts konstatieren konnte, konnte Schell[2]) bei einigen Pflanzen eine Zunahme und bei anderen eine Abnahme oder ein Verschwinden feststellen. Im ersten Fall nimmt Schell, in Übereinstimmung mit Sachs, an, daß die Gerbstoffe Nebenprodukte des Stoffwechsels seien, im letzten Falle aber betrachtet er sie als Baustoffe. Nach dem obenerwähnten versteht es sich, daß ich auch mit den Schlüssen Schells nicht einverstanden bin. Nach meiner Meinung ist man durch die Beobachtungen einer Zunahme des Gerbstoffgehalts in einigen Fällen und einer Abnahme in anderen noch nicht gezwungen, anzunehmen, daß die Gerbstoffe in verschiedenen Pflanzen sich ganz anders verhalten. Nehmen wir an, daß die Gerbstoffe Baustoffe sind, so kann es schon von den Quantitäten abhängen, die produziert und verwendet werden, ob eine Zunahme oder Abnahme stattfindet. Es kommt mir auch sehr wahrscheinlich vor, daß bei einer und derselben Pflanze bald Vermehrung, bald Verminderung des Gerbstoffgehalts eintritt.

Mehrere Botaniker nehmen an, daß die Gerbstoffe in den Pflanzen wandern können. Über die Weise, auf welche das stattfindet, sind die Ansichten verschieden, aber keine Meinungsverschiedenheit kann darüber vorliegen, daß die eventuelle Wanderung der Gerbstoffe die Lösung der Frage, ob sie als Baustoft dienen können, viel komplizierter und schwerer macht. Bei der Zunahme und Abnahme des Gerbstoffgehalts in einem Pflanzenteile spielen deshalb nicht allein die Produktion und Verwendung eine Rolle, sondern auch die Zufuhr und Abfuhr muß man dabei berücksichtigen. Nur die Tatsache, daß in einer Keimpflanze oder in einem Pflanzenteil Vermehrung und Verminderung des Gerbstoffes stattfindet, liefert keine Anhaltspunkte für die Lösung der Frage über seine Bedeutung als Baustoff.

Bevor ich die Besprechung der Resultate anderer Forscher abschließe, muß ich besonders die Aufmerksamkeit auf Untersuchungen recenten Datums richten, nämlich auf diejenigen von Francis E. Lloyd[3]) über die Entwicklung und Nahrung des Embryos, des Samens und der Frucht der Dattel, *Phoenix dactylifera*. Auf Grund seiner Untersuchungen kommt er zu dem Schlusse, daß der Gerbstoff im Ei, Endosperm und Embryo eine bedeutende Rolle bei der Ernährung spielt, während er im Fruchtblatt ein Abfallprodukt ist. Lloyd unterscheidet plastischen und aplastischen Gerbstoff. Der plastische Gerbstoff wandert, wird verwendet und verschwindet, woraus hervorgeht, daß er als Baumaterial dient. Der aplastische erscheint in besonderen Zellen und bleibt da liegen.

---

[1]) Grundlinien. p. 38.

[2]) l. c. p. 876.

[3]) Lloyd, E. Fracis, Development and Nutrition of the Embryo, Seed and Carpel in the Date, *Phoenix dactylifera* L. (From the 21. Ann. Report of the Missouri Botan. Garden. 1910. p. 157.)

Die physiologische Bedeutung des Gerbstoffes bei *Spirogyra maxima.* Wie aus obigem hervorgeht, haben die Botaniker bis jetzt zum Studium der physiologischen Bedeutung nur höhere Pflanzen gewählt. Das Studium des Problems bei einer niederen Pflanze, *Spirogyra maxima,* ist deshalb neu.

Wie oben erwähnt, hat die Ansicht, daß die Gerbstoffe zur Bildung der Zellwände dienen, im allgemeinen wenig Eingang und vielen Widerspruch gefunden. Mit Hilfe der von mir ausgearbeiteten Methode ist es mir aber jetzt bei *Spirogyra maxima* gelungen, Beobachtungen zu machen, die deutlich zeigen, daß der Gerbstoff eine bedeutende Rolle bei der Zellwandbildung spielt, daß er während dieses Prozesses verwendet wird und als Baumaterial dient.

Die Beobachtungen betreffen die Kopulation, die Zellteilung, pathologische Zellen, verschiedene Lichtstärke, Vorenthaltung des Kohlensäureanhydrids, zweikernige, kernlose, chromatophorenreiche und chromatophorenarme Zellen.

Kopulation (Fig. 16). Zellen, die Neigung zum Kopulieren zeigen, sind reichlich mit Gerbstoff ausgestattet. Während der Kopulation nimmt der Gerbstoffgehalt ab und in den vollwüchsigen Zygosporen, die mit Reservestoff gefüllt sind, kann man nur noch mit Ferrisalzen eine schwache Gerbstoffreaktion hervorrufen. Aus obigem geht noch nicht hervor, was mit dem Gerbstoff stattfindet, aber wenn man die Kopulation im einzelnen studiert, so zeigt es sich, daß es viele Gründe gibt, um anzunehmen, daß wenigstens ein Teil des Gerbstoffes als Baumaterial für die Zellwand dient. Die Kopulation ist ein Prozeß, der auf eine derartige Weise stattfindet, daß man erwarten darf, daß ihr Studium für unsere Kenntnis der physiologischen Bedeutung des Gerbstoffes bedeutende Anhaltungspunkte liefern wird. Die Kopulation fängt bei allen Zellen nicht gleichzeitig an; einige Zellen sind anderen voraus. Bei einer größeren oder kleineren Anzahl besteht offenbar die Neigung zum Kopulieren, aber die Kopulation gelingt nicht, und wieder andere zeigen keine Spur von diesem Prozesse. Während die kopulierenden Zellen viel Reservestoff als Fett und Stärke bilden, werden die nicht kopulierenden augenscheinlich sehr inhaltsarm und gehen zuletzt zu Grunde. Zufällige Umstände, wie die Berührung der Zellen mit Zellen anderer Fäden, die Nachbarschaft solcher Zellen, das Verhältnis der Zellen zueinander in Bezug auf ihre Lage, rufen die obenerwähnten Unterschiede hervor. Man kann sie beobachten bei Material, das vor der Kopulation ausschließlich aus gesunden, normalen Zellen besteht.

Was im Zusammenhang mit dem Gerbstoffproblem wichtig ist, ist, daß man bei kopulierenden Spirogyrafäden Zellen miteinander vergleichen kann, die kurz vorher noch vollkommen ähnlich waren und später mehr oder weniger bedeutende Unterschiede zeigen, welche durch zufällige natürliche Reize hervorgebracht sind. Interessant ist es, bei diesen verschiedenen Zellen mit den empfohlenen Antipyrin- und Koffeinlösungen den Gerbstoffgehalt zu studieren und zu konstatieren, daß Unterschiede in der Entwicklung der Zellwand der Quantität des in den Zellen anwesenden Gerbstoffes entsprechen. Die kopulierenden Zellen bekommen dickere Wände und bilden seitliche Auswüchse, die zusammenwachsen. Bei den Zellen, die seitlich ausgewachsen und zusammengewachsen sind, ist der Gerbstoffgehalt bedeutend geringer als bei den Zellen, die nur den ersten Anfang des seitlichen Auswuchses zeigen. Beiderlei Zellen unterscheiden sich nur, was die Zellwand und den Gerbstoffgehalt betrifft; im übrigen sind sie einander noch vollkommen ähnlich. Sie liegen in den Fäden durcheinander. Aus obigem geht hervor, daß Zellwandbildung und Gerbstoffgehalt miteinander im Zusammenhang stehen; der Schluß, daß der Gerbstoff als Baumaterial dient, liegt auf der Hand.

Bemerkenswert ist besonders die bedeutende Gerbstoffzunahme in den Zellen, die keine Gelegenheit, zu kopulieren haben, und bei denen der Prozeß frühzeitig stehen geblieben ist. Diese Zellen gehen zuletzt zu Grunde. Gewöhnlich sind sie als inhaltsarm beschrieben worden. Sie fahren aber noch einige Zeit mit der Produktion des Gerbstoffes fort, und da der Gerbstoff nicht zur Zellwandbildung oder zur Bildung von Reservestoffen verwendet wird, nimmt der Gerbstoffgehalt bedeutend zu, und geht mit ihrem Tod eine beträchtliche Menge Baumaterial in Form von Gerbstoff verloren.

Der Verlust von Gerbstoff in der Natur, z. B. beim Blätterabfall im Herbst, ist mehrmals als Argument angeführt worden, daß der Gerbstoff kein Baumaterial sein kann und sich nicht an dem Stoffwechsel beteiligt. Ich bin mit dieser Ansicht nicht einverstanden; es nimmt mich nicht Wunder, daß Mengen eines Stoffes verloren gehen, den bestimmte Pflanzen für ihre Entwicklung bedürfen, und sehe darin überhaupt keinen Beweis, daß derselbe nicht als Baumaterial für die Entwicklung der Pflanzen dienen kann. Wie viel kommt in der Natur nicht zu seinem Recht und geht verloren, ohne seiner Bestimmung entsprehen zu können! Außerdem kommt es mir als erwünscht vor, daß die Pflanze über einen Überschuß von Baumaterial verfügen kann, damit sie durch Mangel desselben in ihrer Entwicklung nicht gestört wird. Daß der Stengel im Herbst nicht imstande oder in der Lage sei, aus den Blättern allen Gerbstoff oder, was von dem Überschuß in den Blättern übrig bleibt, in sich aufzunehmen, beweist noch nicht, daß der Gerbstoff nicht zum Aufbau der Gewebe dienen kann. Noch weniger kann es uns Wunder nehmen, daß bei *Spirogyra* Gerbstoff verloren geht, denn offenbar ist es hier nicht die Absicht der Natur, daß derselbe verloren gehen soll. Die Natur sorgt bei *Spirogyra* für eine genügende Menge Gerbstoff, da dieser Stoff für die Entwicklung nötig ist, wie es unter anderem bei der Kopulation und bei der Sporenbildung der Fall ist. Daß die Kopulation bisweilen mißlingt, wobei dann viel Gerbstoff verloren geht, beweist nicht, daß dieser Stoff z. B. ein Abfallprodukt ist und kein Baustoff sein kann.

Scheidewandbildung (Fig. 11, 12, 13 und 14). Eine zweite Reihe von Beobachtungen, die auch zeigen, daß der Gerbstoff eine Rolle bei der Zellwandbildung spielt, betrifft die Scheidewandbildung. Bei der Untersuchung von Spirogyrafäden, in denen sich teilende Zellen vorkamen, konnte ich wiederholt konstatieren, daß der Gerbstoffgehalt bei diesen Zellen etwas geringer war als bei denen, welche sich nicht teilten. Der Unterschied war nicht groß und mit einigen der üblichen Gerbstoffreagenzien, wie Ferrisalze und Kaliumbichromat, vielleicht selbst nicht nachweisbar, aber mit Antipyrin- und Koffeinlösungen konnte ich den Unterschied mit Gewißheit feststellen (Fig. 11). Nicht nur konnte ich deutlich beobachten, daß der Niederschlag mit Antipyrin- oder Koffeinlösung in den Zellen, die sich teilten, etwas geringer war als in anderen, sondern es zeigte sich auch, daß der Niederschlag in den sich teilenden Zellen etwas später erschien als in anderen und nach Übertragung der Spirogyren in destilliertes Wasser oder Grabenwasser auch etwas eher verschwand. Der Vollständigkeit halber erwähne ich noch, daß die Zellen, bei welchen die Kern- und Zellteilung eben angefangen hatte, und die nicht in Teilung begriffenen Zellen noch keinen Unterschied in dem Gerbstoffgehalt zeigten, aber wohl hatte der Gerbstoffgehalt abgenommen, wenn der Kern- und Zellteilungsprozeß in vollem Gange oder gerade beendet war.

Die obenerwähnten Resultate zeigen, daß die Abnahme des Gerbstoffgehaltes und der Kern- und Zellteilungsprozeß miteinander im Zusammenhang stehen. Dieser Prozeß besteht eigentlich aus 2 Prozessen, der Kernteilung und der Zellteilung, welche beide gleichzeitig stattfinden, und im Anschluß hiermit erhob sich die Frage, welcher Prozeß mit der Abnahme des Gerbstoffgehaltes zusammenhängt. Zur Lösung dieser Frage habe ich einige Versuche angestellt.

Wie ich schon erwähnt habe, finden keine Kern- und Zellteilungen mehr statt und hört das Wachstum der Zellen auf, wenn man die Spirogyrafäden in eine 1-proz. Antipyrin- oder in eine $^1/_{10}$-proz. Koffeinlösung bringt. In schwächeren Lösungen finden bisweilen Kernteilungen statt, während die Entwicklung der Scheidewände unvollkommen ist oder ganz unterbleibt. Derartige Erscheinungen beobachtete ich in Antipyrinlösungen von 0,2 und 0,4 Proz. und in Koffeinlösungen von $^1/_{20}$ Proz. In noch schwächeren Lösungen sind, wie schon erwähnt, die Kern- und Zellteilungen normal, aber weniger zahlreich als unter normalen Bedingungen. Infolge dieser Beobachtungen erhob sich die Frage, welchen Einfluß eine 1-proz. Antipyrin- und eine $^1/_{10}$-proz. Koffeinlösung auf die Scheidewandbildung und die Karyokinese ausüben, wenn die sich teilenden Zellen und diejenigen, welche die ersten Symptome des Kern- und Zellteilungsprozesses zeigen, kurze Zeit in den genannten Lösungen verweilen. Ein kurzer Aufenthalt, z. B. von 10 oder 15 Minuten, übte keinen merkbaren Einfluß. Die Scheidewände zeigten nichts abnormales. Ein längerer Aufenthalt, z. B. einer halben Stunde, kann aber schon sehr störend einwirken. Verweilten Spirogyrafäden, in welchen Zellen vorkamen, die in Teilung begriffen waren oder sich bald teilen mußten, während $1\frac{1}{2}$ Stunden in den genannten Lösungen, so konnte ich am nächsten Tage beobachten, daß die Scheidewandbildung stehen geblieben war oder verhindert worden war. Die Scheidewände, die in Entwicklung begriffen waren, waren nicht weiter gewachsen (Fig. 14), während in den Zellen, die im Begriff standen, sich zu teilen, oft überhaupt keine Scheidewandbildung stattgefunden hatte (Fig. 12). Der Zellteilungsprozeß war deshalb ganz unterdrückt worden.

Ganz anders verhielt sich der Kernteilungsprozeß. In allen Zellen, in welchen derselbe im Gange war oder die ersten Symptome zeigte, war der Prozeß weiter gegangen und zum Abschlusse gekommen. Das Resultat waren immer 2 normale Tochterkerne, die gewöhnlich in einiger Entfernung voneinander eine Stelle in der Zellachse erhalten hatten (Fig. 12 und 14).

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß eine Festlegung des Gerbstoffes durch Antipyrin und Koffein die Scheidewandbildung unterdrückt, aber nicht unmittelbar die Kernteilung beeinflußt. Auf Grund dieses Resultates nehme ich an, daß die obenerwähnte Abnahme des Gerbstoffgehaltes und die Scheidewandbildung miteinander im Zusammenhang stehen. Sowohl die Verhinderung der Scheidewandbildung durch Festlegung des Gerbstoffes als auch die Abnahme des Gerbstoffgehaltes während der Scheidewandbildung zeigen, daß Gerbstoff für die Scheidewandbildung nötig ist und verwendet wird.

Um diesem Schluß mehr Sicherheit zu gewähren, wurde auch bei *Cladophora* der Einfluß von Antipyrin auf die Scheidewandbildung studiert. Mit Ferrisalzen, Osmiumsäure und Antipyrin erhielt ich bei *Cladophora* keine Gerbstoffreaktion, und darum interessierte es mich, welchen Einfluß die Übertragung in eine 1-proz. Antipyrinlösung auf die Scheidewandbildung ausüben würde. Es zeigte sich, daß Scheidewände, die sich zu bilden angefangen hatten, fortwuchsen, bis sie vollendet waren. Dies war selbst der Fall, wenn die Chladophorafäden während des ganzen Zellteilungsprozesses in der Antipyrinlösung blieben. Diese Resultate stützen auch die Ansicht, daß bei *Spirogyra* nur die Festlegung des Gerbstoffes die Scheidewandbildung zum Stillstand bringt oder verhindert. Bei *Cladophora,* wo bei der Scheidewandbildung kein Gerbstoff verwendet werden kann, verursacht eine 1-proz. Antipyrinlösung keinen Stillstand im Zellteilungsprozeß. Die einzige ungezwungene Erklärung der Resultate, die ich bei der Kopulation und bei der Scheidewandbildung erhielt, ist nach meiner Meinung die, daß Gerbstoff bei der Zellwandbildung als Baumaterial dient.

Die Einwirkung von Antipyrin oder Koffein während oder vielmehr kurz vor der Kern- und Zellteilung gibt uns ein neues Mittel, 2 und mehrkernige Spirogyrazellen zu erhalten Wiederholt man den Versuch mit durch Einwirkung dieser Stoffe entstandenen zweikernigen Zellen, so bekommt man vierkernige, die oft keine Spur von Scheidewandbildung zeigen (Fig. 13).

Pathologische Zellen (Fig. 15). In den Spirogyrafäden beobachtet man bisweilen Zellen, deren Querwände eine derartige

Wölbung zeigen, daß man annehmen darf, daß in diesen Zellen der Turgor größer ist als in anderen Zellen. Sie unterscheiden sich überdies gewöhnlich noch durch einen größeren Stärkegehalt. Es zeigte sich, daß ihr Wachstum geringer war als das Wachstum anderer Zellen oder ganz zum Stillstand gekommen war.

Die folgende Angabe betrifft das Längenwachstum von 4 in einem Faden nacheinander folgenden Zellen, von denen die zweite die erwähnten Abweichungen zeigte.

Länge der Zellen 30. April 1913 resp. 126, 80, 143 und 140 μ
Länge der Zellen 2. Mai 1913 resp. 146, 80, 164 und 157 μ
Längenwachstum in Prozenten resp. 15,9, 0, 14,7 und 12,1 %

Die genannten Symptome weisen auf einen krankhaften Zustand hin, denn oft konstatierte ich, daß die abnormalen Zellen sich nicht mehr teilten und zu Grunde gingen. Was die Ursache des abnormalen Zustandes ist, kann ich nicht sagen, aber es ist bemerkenswert, daß der Gerbstoffgehalt bei den abnormalen Zellen, wie es sich bei der Untersuchung mit Antipyrin- oder Koffeinlösung zeigt, größer als bei anderen Zellen und oft sehr beträchtlich ist. Wie bei den Zellen, bei welchen die Kopulation mißlingt, ist auch bei den obenbeschriebenen krankhaften Zellen der Stillstand im Wachstum mit einer Zunahme des Gerbstoffgehalts verbunden.

Wachstum unter dem Einfluß von verschieden starkem Licht. Wenn Spirogyren sich unter ungünstigen Bedingungen befinden, nimmt der Stärke- und Gerbstoffgehalt ab und wird das Wachstum gering. Läßt man Spirogyren unter dem Einfluß von verschieden starkem Licht wachsen, so ist anfangs das Längenwachstum derjenigen, die das meiste Licht empfangen, geringer, aber später, wenn sie mehr Stärke und Gerbstoff enthalten als die anderen, ist es stärker. Die folgenden Angaben betreffen die Zellenvermehrung und das Längenwachstum von Spirogyrazellen, die sich im Februar und März am Fenster gegen Süden in Grabenwasser in einem gläsernen und porzellanenen Gefäß befanden. Die Temperatur war nicht konstant, aber der Versuch war so angestellt worden, daß in beiden Fällen die Temperatur und die anderen Bedingungen stets vollkommen übereinstimmten. Ich ging am 22. Febr. von 2 Stückchen desselben Fadens aus, und in jedem Fall von 10 Zellen, die sich in der Mitte des Stückchens befanden.

Zahl der Zellen.

	22. II.	27. II.	5. III.	10. III.	14. III.	18. III.	22. III.	26. III.
im gläsernen Gefäß	10	10	20	20	40	40	83	159
im porzellanenen Gefäß	10	12	20	29	32	35	40	40

Wachstum in Prozenten.

	27. II.	5. III.	10. III.	14. III.	18. III.	22. III.	26. III.
im gläsernen Gefäß	16	11	37	39	35	73	53
im porzellanenen Gefäß	21	16	51	19	29	24	15

Nach meiner Meinung stimmen die obenerwähnten Resultate zu der Ansicht, daß der Gerbstoff zu Baumaterial dient. Das Licht wirkt hemmend auf die Verlängerung der Zellen ein und befördert die Bildung der Stärke und des Gerbstoffes. Im Anfange des Versuches, wenn die Spirogyrazellen in beiden Gefäßen noch gleichviel Stärke und Gerbstoff enthalten, ist das Wachstum im Porzellangefäß stärker, aber später, wenn die Spirogyrenzellen im Glasgefäß mehr Baumaterial, Stärke und Gerbstoff, enthalten, ist das Wachstum bei letzteren stärker.

Wachstum in kohlensäureanhydridfreiem Wasser. Wenn man Spirogyren in kohlensäureanhydridfreies, destilliertes Wasser bringt, nehmen Stärke- und Gerbstoffgehalt ab, das Wachstum wird geringer und es werden die Zellteilungen seltener. Allmählich kommt das Wachstum zum Stillstand und es finden keine Zellteilungen mehr statt, und zuletzt gehen die Spirogyren zu Grunde. Wenn man für den Versuch sehr stärke- und gerbstoffreiche Spirogyren benutzt, finden noch zahlreiche Zellteilungen und ein bedeutendes Wachstum statt. Ein Stückchen Spirogyrafaden, das ich am 17. August in kohlensäureanhydridfreies, destilliertes Wasser gebracht hatte, war am 19. Oktober, also nach gut 3 Monaten, fünfmal länger geworden, während die Zahl der Zellen von 29 bis 81 zugenommen hatte. Zum Nutzen des Wachstums waren die Stärkeherde sehr klein geworden und hatte der Gerbstoffgehalt stark abgenommen. Am 19. November schien die Stärke ganz verschwunden zu sein. Später konnte ich mit Antipyrin und Koffein auch keinen Gerbstoff mehr nachweisen. Die Zellen waren mittlerweile sehr lang geworden, mehr als 400 μ. Erst nach ungefähr 5 Monaten gingen viele Zellen zu Grunde, wonach ich den Versuch beendete. Offenbar hatten die Zellen Monate lang von dem Stärke- und Gerbstoffvorrat gezehrt. Die beobachteten Erscheinungen stimmen zu der Ansicht, daß der Gerbstoff kein Exkretionsprodukt ist, sondern, wie die Stärke, als Baumaterial dient.

Zweikernige Zellen. Wie ich[1]) früher dargelegt habe, kann man, wenn man Spirogyren während oder vor der Karyokinese zentrifugiert, zweikernige Zellen erhalten mit einer doppelten Chromatophorenmasse. Es zeigte sich, daß der Gerbstoffgehalt dieser Zellen nach einigen Tagen zugenommen hatte. Danach nahm derselbe ab und nach 3 oder 4 Wochen war er bei den meisten zweikernigen Zellen wieder der gewöhnliche. Die ersten Tage ist das Längenwachstum bei den zweikernigen Zellen oft geringer als bei den normalen einkernigen. Danach kommt eine Periode, in welcher die zweikernigen stärker in die Länge wachsen und dicker werden. Während des Wachstums finden Kern- und Zellteilungen statt, wobei die zweikernigen Zellen gewöhnlich wieder zweikernige hervorbringen, aber auch wohl drei- und einkernige und die dreikernigen wieder dreikernige oder vier- und zweikernige; die drei- und vierkernige teilen sich bisweilen durch zwei Scheidewände in 3 Tochterzellen, wobei die 6 oder 8 Tochterkerne sich über die 3 Tochterzellen verteilen.

Die folgende Tabelle dient dazu, das verschiedene Verhalten der zweikernigen und normalen einkernigen Zellen in Grabenwasser zu erläutern. Das Wachstum der Zellen und ihrer Nachkommen in den verschiedenen Perioden ist in Prozenten angegeben. Die Zahl der Zellen ist zwischen Klammern gesetzt. Am 3. November wurde zentrifugiert:

---

[1]) Zur Physiol. d. Spirogyrazelle. (l. c. p. 156 ff.)

	8. Nov.	13. Nov.	18. Nov.	23. Nov.	28. Nov.
zweikernige	8,5	60 (2)	95,7 (3)	69,2 (4)	30,7 (6)
einkernige	10,9	50 (2)	54,1 (3)	51,8 (4)	22 (4)
einkernige	12,7	42,7 (2)	49,7 (3)	48,7 (4)	19 (4)

Das Wachstum (in Grabenwasser) der zweikernigen Zellen und ihrer Nachkommen ist bisweilen sehr verschieden. Zur Erläuterung dienen die folgenden 2 Beispiele, die 2 Paar zweikernige Schwesterzellen betreffen. Zahl und Art ihrer Nachkommen sind zwischen Klammern angegeben.

Länge d. Zellen 9. Mai.	Wachstum in Proz. vom 9. bis 13. Mai	Wachstum in Proz. vom 13. bis 20. Mai
144 μ	34 (1 zweik.)	23,3 (1 zweik.)
124 μ	78,2 (1 dreik. und 1 eink.)	139,4 (2 dreik. und 3 eink.)
124 μ	32,3 (1 zweik.	50 (1 dreik. und 1 eink.)
112 μ	67 (2 zweik.)	179,1 (4 zweik.)

Die schwächer wachsenden zweikernigen Zellen unterscheiden sich von anderen zweikernigen Zellen durch stärkeren Turgor und größeren Gerbstoffgehalt.

Die Resultate bei den zweikernigen Zellen schließen sich an andere an. Die anfängliche Zunahme des Gerbstoffgehaltes bei geringerem Wachstum und die Abnahme, wenn das Wachstum stärker wird, und auch der große Gerbstoffgehalt bei den wenig wachsenden Zellen sind Resultate, die man im Zusammenhang mit dem schon erwähnten erwarten konnte und die zu der Ansicht, daß auch der Gerbstoff als Baumaterial dient, stimmen.

Kernlose Zellen. In der Natur findet man bisweilen kernlose Spirogyrazellen, und künstlich kann man diese auf verschiedene Weise hervorrufen. Sie bilden sich z. B., wenn man die Spirogyrazellen vor oder während der Kern- und Zellteilung zentrifugiert. Die auf diese Weise erhaltenen kernlosen Zellen enthalten eine größere oder kleinere Chromatophorenmasse, oder sind ganz chromatophorenfrei. Sie können einige Wochen lebendig bleiben. Früher habe ich[1]) nachgewiesen, daß in den kernlosen Zellen die verschiedensten Lebensprozesse stattfinden. Im allgemeinen halten sie aber nicht lange an und sind weniger intensiv als in normalen Zellen. Ich konnte konstatieren, daß die folgenden Prozesse in den kernlosen Zellen vor sich gehen: Zellwandbildung, Längenwachstum, Stärkebildung, Stärkeverwendung, Wachstum der Chromatophoren, Bildung von Stärkeherden mit Pyrenoiden, Bildung von Fett, Zunahme des Plasma, Zunahme des Turgors und Entstehung von sehr kräftigen Plasmaströmungen. Auch fand ich es als wahrscheinlich, daß der Gerbstoffgehalt zunehmen konnte, was ich jetzt mit Hilfe von Antipyrin- und Koffeinlösungen festgestellt habe.

---

[1]) Zur Physiol. d. Spirogyrazelle. (l. c. p. 164 ff.)

Es erregte mein Interesse, daß der Gerbstoffgehalt bei den kernlosen Zellen bisweilen sehr verschieden war. Bald war er gering, bald sehr beträchtlich. Um diese merkwürdige Erscheinung einigermaßen erklären zu können, habe ich mittelst der Zentrifugiermethode kernlose Zellen hervorgebracht und bei jeder kernlosen Zelle während einiger Wochen die Veränderungen beobachtet und mittelst Antipyrin- und Koffeinlösungen den Gerbstoffgehalt studiert. Ich kam dabei zu den folgenden Resultaten: In kernlosen Zellen ohne Chromatophoren nahm der Gerbstoffgehalt stets zu. Ebenso verhielten sich kernlose Zellen, in denen höchstens nur ein paar sehr kleine Stückchen von Chromatophoren vorkamen. Befand sich darin etwas Stärke, so wurde diese verwendet. Der Turgor nahm in keinem der beiden Fälle zu, bisweilen wohl aber ab. Die kernlosen Zellen mit einer nicht sehr geringen Chromatophorenmasse verhielten sich mehr oder weniger verschieden. Drei Erscheinungen erregten besonders die Aufmerksamkeit, nämlich die Zunahme der Stärke, des Turgors und des Gerbstoffes. Diese 3 Erscheinungen traten nicht immer zu gleicher Zeit ein. Wenn die Chromatophorenmasse gering war, fand bisweilen anfangs selbst eine bedeutende Abnahme der Stärke statt und trat erst später Zunahme ein, welche zu einer überflüssigen Anhäufung von Stärke in den Chromatophoren führte. Die Zunahme des Turgors tritt gleichfalls früher oder später ein, bisweilen nach einigen Tagen, bisweilen erst nach zwei oder drei Wochen. Eigentümlich ist die Änderung des Gerbstoffgehaltes. Nach einigen Tagen hatte er immer bedeutend abgenommen. Ungefähr eine Woche nach dem Zentrifugieren war diese Abnahme besonders merkbar. Danach nahm der Gerbstoffgehalt allmählich zu und zuletzt war er sehr beträchtlich. Im allgemeinen konnte man sagen, daß erst der Stärkegehalt zunahm, dann der Turgor und zuletzt der Gerbstoff.

Das Längenwachstum der in Grabenwasser befindlichen kernlosen Zellen mit und ohne Chromatophoren ist auch verschieden. Es betrug in 18 Tagen (von dem 5. bis zu dem 23. Tage nach dem Zentrifugieren) bei chromatophorenhaltigen Zellen 3, 5.5, 5.6, 6.8 und 8.8 Proz., bei einer fast chromatophorenfreien Zelle 10,5 Proz., in 15 Tagen (von dem 4. bis zum 19. Tage nach dem Zentrifugieren) bei einer chromatophorenhaltigen Zelle 3 Proz. und bei einer chromatophorenfreien 14,3 Proz.

Bei einem Versuche im Brutschrank (27 ° C.) erhielt ich folgende Resultate: Bei den chromatophorenhaltigen Zellen, die reichlich Stärke bildeten, betrug das Wachstum in 4 Tagen (von dem 3. bis zum 7. Tag nach dem Zentrifugieren) 7.1, 8, 8.4, 9.5, 11.3 und 12.2 Proz. und bei den chromatophorenfreien und denjenigen, die nur Spuren von Chromatophorenmasse enthielten, woraus die eventuell anwesende Stärke verschwand, 10.5, 11.5, 11.8, 12.8, 13.9 und 15.8 Proz.

Es war nun die Frage, welche Folgerungen man auf Grund der Resultate bei kernlosen Zellen machen darf. Es kommt mir vor, daß die Resultate zu der Ansicht, daß der Gerbstoff als Baumaterial dient, stimmen. Bei den kernlosen Zellen hören das Längenwachstum und die Zellwandbildung, das heißt die Bildung neuer Zellwandschichten durch Apposition, bald auf. Die Produktion der Stärke und des Gerbstoffes dauert fort, und da sie nicht verwendet werden, sind sie beide bald im Überschuß anwesend. In diesem Falle ist deshalb auch Stillstand des Wachstums mit Anhäufung von Baumaterial verbunden.

Aus der bedeutenden Zunahme des Gerbstoffes in den kernlosen, chromatophorenfreien Zellen geht hervor, daß der Gerbstoff nicht unmittelbar von den Kernen oder Chromatophoren gebildet wird. Es ist aber nicht ausgeschlossen und selbst wahrscheinlich, daß sie auf indirekte Weise sich an der Gerbstoffbildung beteiligen, nämlich durch Absonderung verschiedener Stoffe, als Enzyme oder Zucker.

Interessant ist das verschiedene Verhalten der chromatophorenhaltigen und chromatophorenfreien Zellen. In letzteren findet bald Gerbstoffzunahme statt, in ersteren Wachstum der Chromatophoren, was ich früher und auch jetzt wieder feststellen konnte, eine bedeutende Zunahme der Stärke und des Turgors und eine anfängliche Abnahme des Gerbstoffes. Nach meiner Meinung weisen diese Erscheinungen auf eine Korrelation zwischen Chromatophoren und Gerbstoff hin. Das Wachstum der chromatophorenhaltigen ist wie das Wachstum der chromatophorenfreien gering, ja sogar oft noch geringer. Man darf deshalb nicht annehmen, daß in den chromatophorenhaltigen im Anfang mehr Gerbstoff verwendet wird, aber wohl daß die anfängliche Abnahme des Gerbstoffgehaltes mit der Anwesenheit der Chromatophoren im Zusammenhang steht.

Die Chromatophoren können die Gerbstoffbildung unmittelbar befördern. Im allgemeinen gilt, je mehr Stärke die Chromatophoren produzieren, um so mehr Gerbstoff enthält der Zellsaft Unter bestimmten Bedingungen aber, wie z. B. in den kernlosen Zellen, scheinen die Chromatophoren auch eine Abnahme des Gerbstoffgehaltes veranlassen zu können. Vielleicht kann man diese Erscheinung einigermaßen vergleichen mit dem Verschwinden des Gerbstoffes in den Zygosporen, wenn diese mit Reservestoffen, Stärke und Fett, sich füllen.

Chromatophorenreiche und chromatophorenarme Zellen. Wenn kräftig wachsende Spirogyren zentrifugiert werden, entstehen bei der Kern- und Zellteilung oft chromatophorenreiche und chromatophorenarme, einkernige Schwesterzellen. Diese Zellen sind in mancher Hinsicht verschieden. Erstere wachsen und vermehren sich schneller als normale Zellen und sind bald reicher an Stärke als diese. Die chromatophorenärmeren wachsen und vermehren sich langsamer als normale und enthalten weniger Stärke als letztere. Die folgenden Angaben mögen dieses erläutern:

Am 27. April zentrifugierte ich Spirogyren und studierte darauf 6 chromatophorenreiche Zellen, ihre 6 chromatophorenarmen Schwesterzellen und 6 Zellen mit normaler Chromatophorenmasse aus demselben Faden. Das durchschnittliche Wachstum (in Grabenwasser) der verschiedenen Zellen ist hierunten in Prozenten angegeben. Die Zahl der Zellen und ihrer Nachkommen am Ende jeder Periode ist in Klammern gefaßt:

2. Mai	vom 2. bis zum 5. Mai	vom 5. bis zum 9. Mai	vom 9. bis zum 13. Mai
reiche (6)	30,1 (12)	123,6 (28)	97,6 (55)
arme (6)	10,8 (6)	61,3 (11)	58,1 (18)
normale (6)	26 (10)	72,1 (20)	74,5 (40)

Die folgenden Angaben betreffen das Wachstum chromatophorenreicher und chromatophorenarmer Schwesterzellen. Das Wachstum (in Grabenwasser) ist in Prozenten angegeben; die Länge der Zellen und die Zahl der Zellen, Tochterzellen, Enkeltochterzellen usw. am Ende jeder Periode ist in Klammern gefaßt:

Zentrifugiert 3. November.

8. Nov.	vom 8. bis zum 13. Nov.	vom 13. bis zum 18. Nov.	vom 18. bis zum 23. Nov.	vom 23. bis zum 28. Nov.
reich (136 μ)	54,6 (2)	69,2 (4)	56,2 (4)	29,2 (7)
arm (126 μ)	32,5 (2)	34 (2)	38,1 (2)	19,8 (3)
reich (123 μ)	63,4 (2)	57 (3)	56 (4)	29,4 (6)
arm (127 μ)	33,9 (2)	36,5 (2)	37,5 (2)	21,9 (4)

Zentrifugiert 27. April.

2. Mai	vom 2. bis zum 5. Mai	vom 5. bis zum 9. Mai	vom 9. bis zum 13. Mai	vom 13. bis zum 20. Mai
reich (100 μ)	23 (2)	109,8 (4)	98,8 (8)	197,5 (16)
arm (78 μ)	11,5 (1)	79,3 (2)	73,7 (4)	166,2 (8)
reich (148 μ)	19,6 (2)	90,4 (4)	74,8 (8)	163,3 (16)
arm (104 μ)	7,6 (1)	59,8 (2)	58,7 (4)	131,3 (8)
reich (114 μ)	27,3 (2)	117 (4)	87,6 (8)	(15)
arm (94 μ)	17 (1)	60,9 (1)	44,6 (2)	(4)
reich (116 μ)	28,4 (2)	134,9 (4)	101,7 (8)	175,8 (21)
arm (93 μ)	5,4 (1)	63,3 (2)	55,6 (4)	127,7 (8)
reich (101 μ)	40,6 (2)	141,5 (4)	112 (8)	175,7 (22)
arm (86 μ)	16,3 (1)	50 (2)	54 (2)	121,2 (7)
reich (131 μ)	45 (2)	148,9 (8)	110,1 (15)	178,5 (30)
sehr arm (84 μ)	8,3 (1)	53.8 (2)	62.1 (2)	102.2 (5)

Zentrifugiert 27. April.

1. Mai	vom 1. bis zum 3. Mai	vom 3. bis zum 8. Mai	vom 8. bis zum 16. Mai
reich (94 μ)	11,8 (1)	51,6 (2)	200,7 (8)
arm (73 μ)	3 (1)	44,1 (1)	140,8 (4)

Zentrifugiert 14. Mai.

16. Mai	vom 16. bis zum 18. Mai
reich (115 μ)	44,3 (2)
arm (108 μ)	10,2 (1)
reich (110 μ)	66,4 (2)
arm (110 μ)	16,4 (1)

Die Länge, welche die verschiedenen Zellen erreichen, verhält sich entgegengesetzt zu der Quantität der Chromatophorenmasse. Um das zu bestimmen, maß ich Zellen, die sich teilten. Ich verglich deshalb nur die maximalen Längen der Zellen miteinander. Die durchschnittliche maximale Länge von 41 chromatophorenreichen Zellen betrug 153 μ (von 136—164 μ), von 8 chromatophorenarmen 189 μ (von 170—204 μ) und von 7 mit einer normalen Chromatophorenmasse 167 μ (von 159 – 174 μ). Die chromatophorenreichen und chromatophorenarmen sind bisweilen auch verschieden, was den Turgor und den Gerbstoffgehalt betrifft. Bei letzteren Zellen ist der Turgor oft stärker, aber auch das entgegengesetzte kommt vor. Der Gerbstoffgehalt ist bei den chromatophorenreichen Zellen nach einigen Tagen größer als bei den chromatophorenarmen. Nach einigen Wochen konnte ich darin aber keinen Unterschied mehr bemerken. Alle Verschiedenheiten verschwinden allmählich und zuletzt kann man die Nachkommen der chromatophorenreichen und chromatophorenarmen Zellen nicht mehr voneinander unterscheiden.

Aus den obenerwähnten Versuchen geht in erster Linie hervor, daß das Wachstum und die Quantität der Chromatophorenmasse miteinander im Zusammenhang stehen. Je mehr Chromatophorenmasse die Zellen enthalten, desto mehr Stärke wird produziert, desto mehr Gerbstoff wird gebildet, desto mehr Zellwandbildung findet statt, desto mehr Plasma entsteht und um so mehr vermehren sich die Kerne. Das Studium der chromatophorenreichen und chromatophorenarmen Zellen gibt wieder keinen einzigen Anhaltspunkt für den Schluß, daß der Gerbstoff ein Exkretionsprodukt ist, während nichts der Ansicht widerstreitet, daß er als Baumaterial dient. Ein größerer Gerbstoffgehalt in den chromatophorenreicheren Zellen, die mehr Stärke enthalten und kräftiger wachsen, ist eine Erscheinung, die zu letzterer Ansicht stimmt. Analoge Fälle habe ich schon oben besprochen.

Bemerkenswert ist das Verhalten der chromatophorenreichen und chromatophorenarmen, kernhaltigen Zellen in kohlensäureanhydridfreiem, destilliertem Wasser. Nach ungefähr 10 Tagen konnte ich feststellen, daß die chromatophorenreichen Zellen minder Gerbstoff enthielten als die chromatophorenarmen. Wenn die Chromatophoren aus Mangel an Kohlensäureanhydrid nicht assimilieren können, verhalten sich beiderlei Zellen deshalb, was den Gerbstoffgehalt betrifft, gerade umgekehrt wie unter normalen Bedingungen, d. h. wenn die atmosphärische Luft zutreten kann und wenn sie sich in Grabenwasser befinden. Oben habe ich schon erwähnt, daß, wenn der Kern fehlt und demzufolge die Stärke nicht verarbeitet wird, der Gerbstoffgehalt in den Zellen mit Chromatophoren geringer ist als in den Zellen ohne Chromatophoren oder in solchen mit nur Spuren derselben. Die besprochenen Erscheinungen weisen auf Korrelationen zwischen Chromatophoren und Gerbstoffgehalt und zwischen Stärke und Gerbstoffgehalt hin.

Zusammenfassung.

Durch mikrochemische und makrochemische Untersuchungen mit über 60 Gerbstoffreagenzien habe ich nachgewiesen, daß *Spirogyra maxima* eine gerbstoffhaltige Pflanze ist, daß der Spirogyragerbstoff dem Gallusgerbstoff oder Tannin sehr ähnlich ist, daß er im Zellsaft vorkommt und daß die Niederschläge, die Ammoniumkarbonat, Koffein, Antipyrin und andere basische Stoffe darin hervorrufen, Gerbstoffniederschläge und keine Eiweißniederschläge sind. Es hat sich gezeigt, daß Antipyrin und Koffein ausgezeichnete Gerbstoffreagenzien sind, die sich besonders dazu eignen, bei der lebendigen Pflanze eine Untersuchung über die physiologische Bedeutung des Gerbstoffes anzustellen, ohne der Pflanze zu schaden.

Auf Grund der erhaltenen Resultate bei kopulierenden, sich teilenden, kernlosen, chromatophorenfreien, chromatophorenreichen, chromatophorenarmen, mehrkernigen und pathologischen Zellen und beim Wachstum in kohlensäureanhydridfreiem Wasser und in verschieden starkem Licht nehme ich an, daß bei *Spirogyra maxima* der Gerbstoff als Baumaterial für die Zellwände dient und kein Exkretionsprodukt ist. Es ist kein Reservestoff, sondern er gehört zu den aufgelösten Stoffen, welche die Pflanze fortwährend zu ihrer Entwicklung verwendet. Meine Resultate stimmen nicht überein mit den Ansichten von Sachs und Kraus, sondern bestätigen, was Wigand vor 50 Jahren veröffentlicht hat. Deutlichkeitshalber bemerke ich, daß ich nicht behaupte, daß der Gerbstoff der einzige Stoff wäre, der sich bei *Spirogyra* an der Zellwandbildung beteiligt und auch nicht, daß diese Rolle die einzige sei, welche er im Pflanzenreich spielt.

Zum Schluß bemerke ich noch, daß es sich gezeigt hat, daß zwischen dem Gerbstoff und anderen Inhaltsbestandteilen, wie Chromatophoren und Stärke, Korrelationen bestehen.

Figuren-Erklärung.

Tafel ~~I.~~ 4

Fig. 1. *Spirogyra maxima,* normale Zelle.
„ 2. Der Gerbstoff durch Osmiumsäure niedergeschlagen.
„ 3. Der Gerbstoff durch Antipyrin niedergeschlagen.
„ 4. Der Niederschlag von Antipyringerbstoff zu Kugeln zusammengeflossen.
„ 5. Der Niederschlag von Antipyringerbstoff zu Kugeln zusammengeflossen und durch Osmiumsäure schwarz gefärbt.
„ 6. Zentrifugiert, abnorme Plasmolyse und der Gerbstoff durch Antipyrin niedergeschlagen.
„ 7. In 1-prozentiger Ferrichloridlösung.
„ 8. In 25-prozentiger Chlornatriumlösung.
„ 9. In 5-prozentiger Ätherlösung.
„ 10. In 25-prozentiger Natriumsulfatlösung.

Tafel ~~II.~~ 5

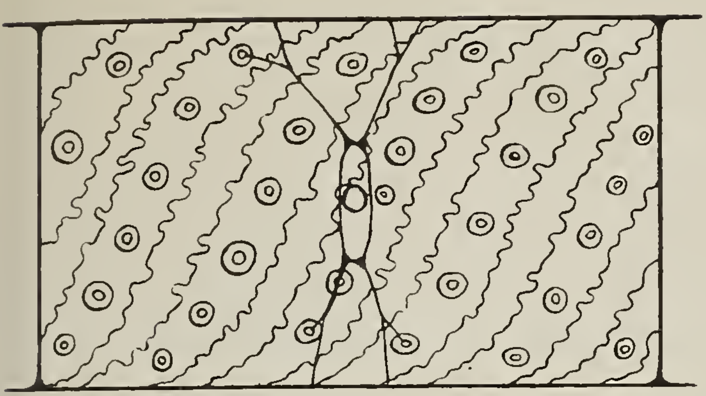
Fig. 11. Der Niederschlag von Antipyringerbstoff ist in der sich teilenden Zelle geringer als in anderen Zellen.
„ 12. Die Scheidewandbildung ist durch zeitweilige Einwirkung von Antipyrin verhindert worden.
„ 13. Die Scheidewandbildung ist zum zweiten Male durch zeitweilige Einwirkung von Antipyrin verhindert worden.
„ 14. Die weitere Entwicklung der Scheidewand ist durch zeitweilige Einwirkung von Antipyrin verhindert worden.
„ 15. Der Antipyringerbstoffniederschlag ist in der Zelle mit größerem Turgor und geringem Wachstum stärker als in anderen Zellen.
„ 16. Die Antipyringerbstoffniederschläge sind in den kopulierenden Zellen geringer als in den nicht kopulierenden.

Inhalt.

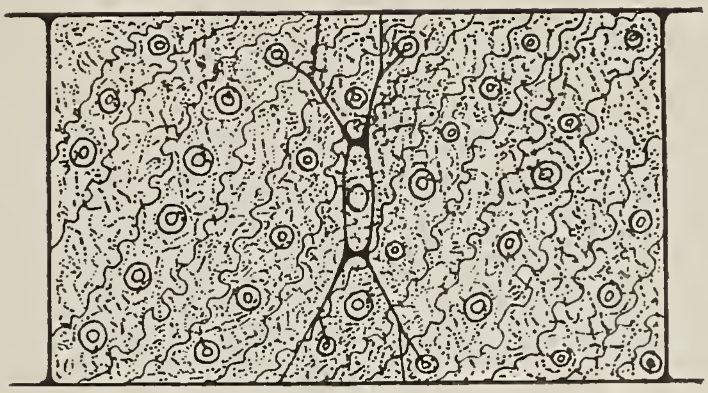
Seite

Einleitung 155
Über den Nachweis des Gerbstoffes bei *Spirogyra* 158
- Ältere Methoden 158
- Über den mikrochemischen Nachweis überhaupt 159
- Ferrisalze 161
- Kaliumbichromat 162
- Osmiumsäure 162
- Natriumvanadat 162
- Uranylazetat und Uranylnitrat 163
- Ammoniummolybdat 163
- Kaliumkarbonat und Natriumkarbonat 164
- Kalkwasser und Barietwasser 164
- Ammoniumkarbonat 164
- Ammoniak 165
- Natriumarsenat 165
- Zinkchlorid 165
- Kupferazetat 165
- Goldchlorid 166
- Hexamethylentetramin (Urotropin) 166
- Phenylhydrazin 167
- Koffein 168
- Antipyrin etc. 169
- Chinolin etc. 170
- Pyridin etc. 170
- Alkaloide 171
- Para-Diazobenzolsulfosäureanhydrid 172
- Jodlösung 172
- Eiweißstoffe 173
- Salzlösungen 174
- Bereitung von Spirogyragerbstoff und makrochemische Untersuchung 174
- Schlußfolgerung bezügl. des Vorkommens von Gerbstoff bei *Spirogyra* 175
- Übereinstimmung des Spirogyragerbstoffes mit Tannin 175
- Lokalisation des Spirogyragerbstoffes 176
- Abweichende Resultate 176
- Methylenblau 176
- Verschiedene Ansichten über die Niederschläge mit basischen Stoffen 179
- Niederschläge von Gerbstoff mit Eiweiß in Spirogyrazellen . . . 181
- Einfluß von Säuren und Salzen auf die Bildung der Niederschläge 182

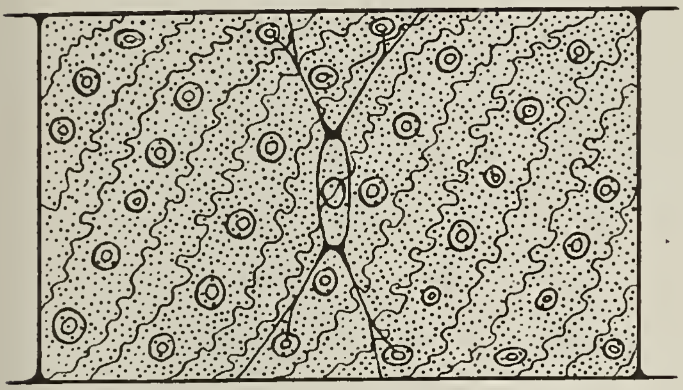
1.



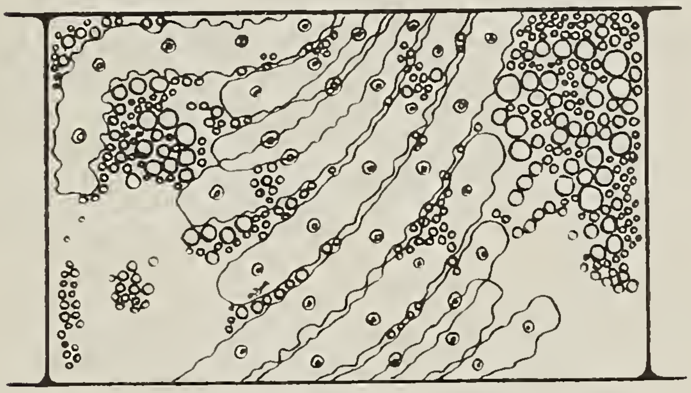
2.



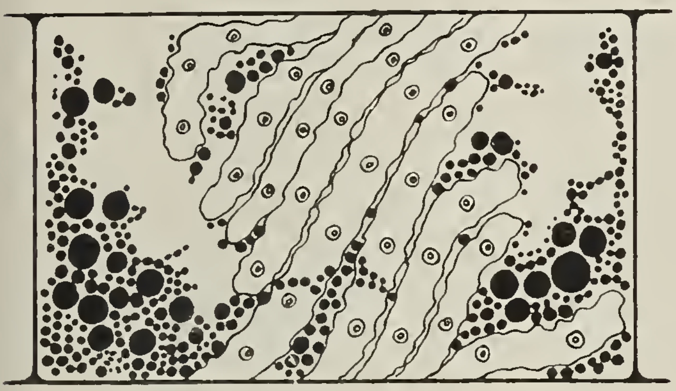
3.



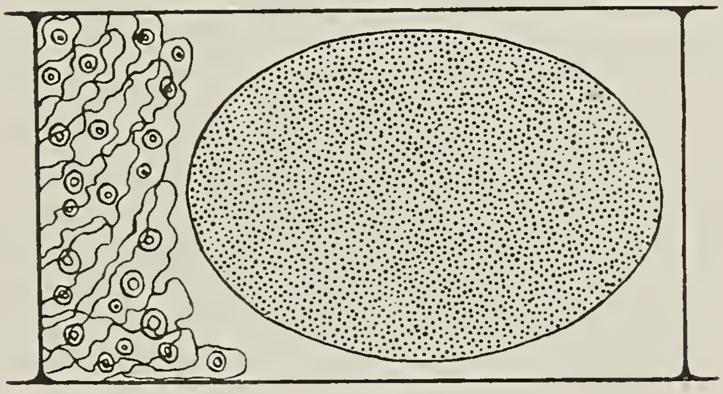
4.



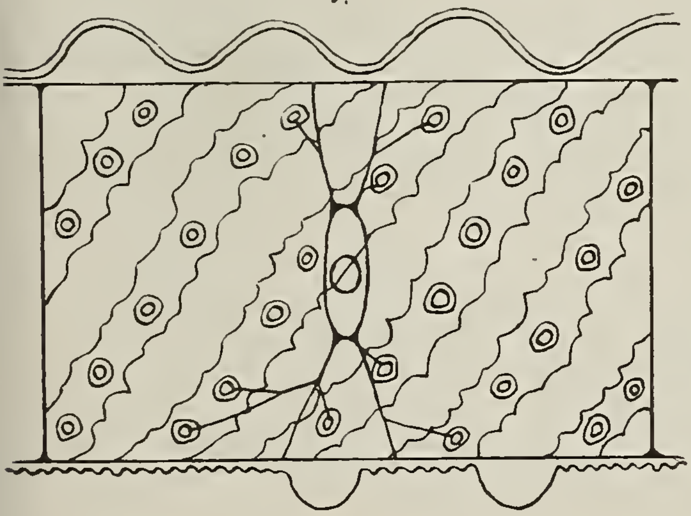
5.



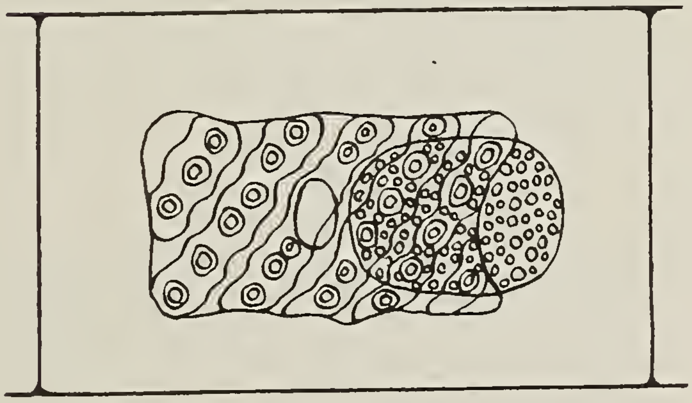
6.



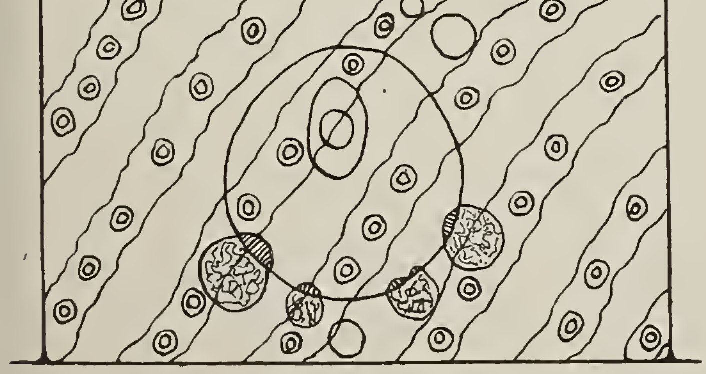
7.



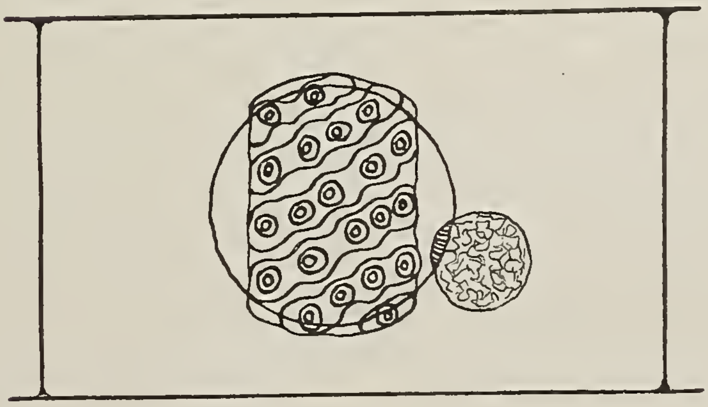
8.



9.



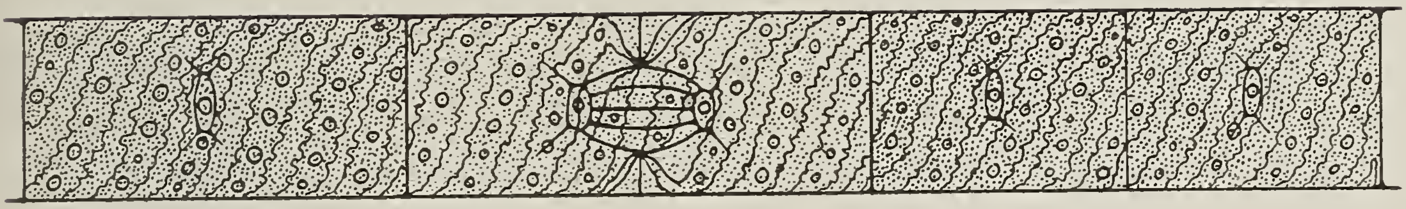
10.



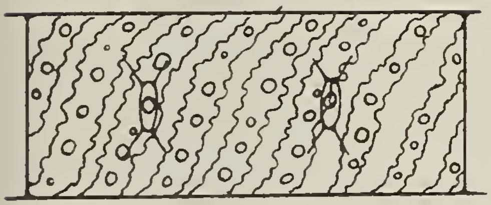
C. van Wisselingh gez. *Verlag von C Heinrich, Dresden-N.*

BRITISH MUSEUM
B D
NATURAL HISTORY

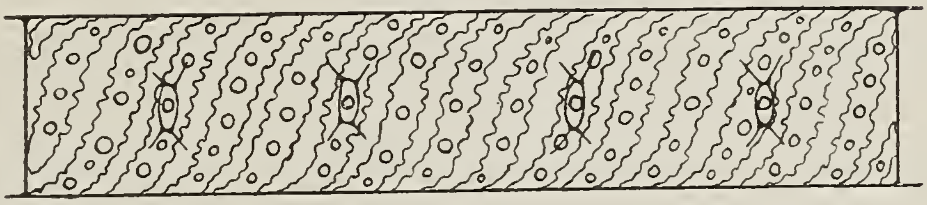
11.



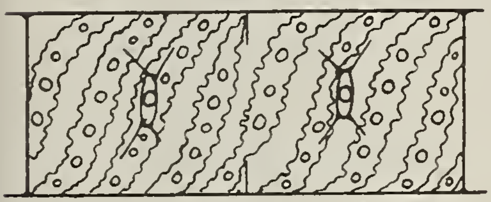
12.



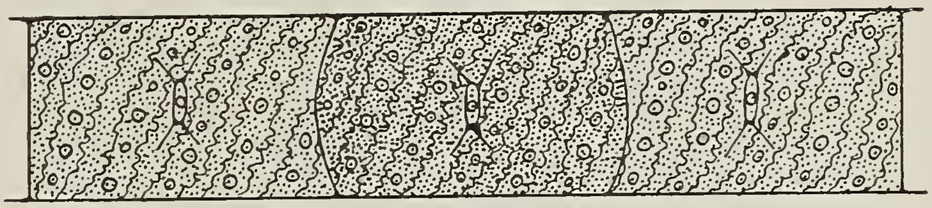
13.



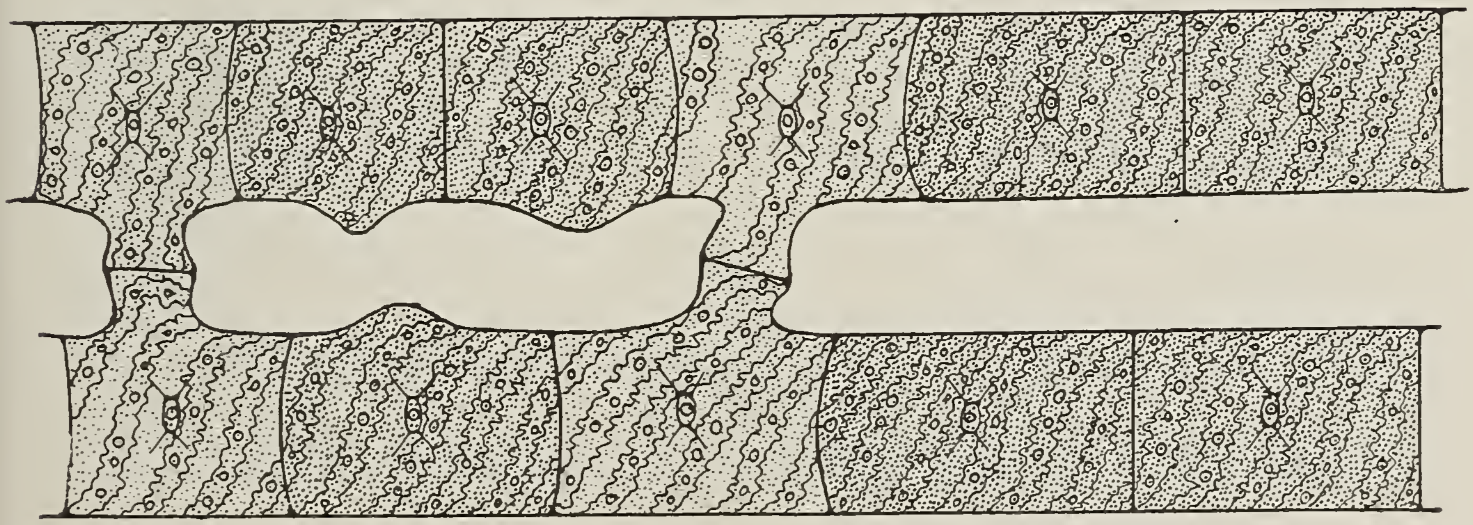
14.



15.



16.



C. van Wisselingh gez. *Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.*

BRITISH MUSEUM
B D
NATURAL HISTORY

Seite
Methoden der physiologischen Untersuchung 184
  Ältere Methoden 184
  Erfordernisse 185
  Antipyrin und Koffein 185
  Untersuchungen über die Schädlichkeit des Antipyrins und Koffeins 188
Über die physiologische Bedeutung des Gerbstoffes 196
  Über den gegenwärtigen Stand des Problems 196
  Die physiologische Bedeutung des Gerbstoffes bei *Spirogyra* . . 203
  Kopulation 203
  Scheidewandbildung 205
  Pathologische Zellen 206
  Wachstum unter dem Einfluß von verschieden starkem Licht . . 207
  Wachstum in kohlensäureanhydridfreiem Wasser 208
  Zweikernige Zellen 208
  Kernlose Zellen 209
  Chromatophorenreiche und chromatophorenarme Zellen 211
Zusammenfassung 214
Figurenerklärung 215

Arbeit aus den botanischen Laboratorien der Eidgenössischen
Technischen Hochschule in Zürich.

Die Entwicklung der generativen Organe von Himantoglossum hircinum Spr. (= Loroglossum hircinum Rich.).

Von

Karl Heusser.

Mit 29 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Auf Anregung von Professor Dr. Schröter beschäftigte ich mich mit morphologisch-ökologischen Studien über *Himantoglossum hircinum* (L.) Sprengel, jener schönen Orchidee, die in der Nähe meines Wohnortes eine Anzahl ihrer seltenen Standorte in der Nordschweiz besitzt. Im pflanzenphysiologischen Laboratorium der Eidgenössischen Technischen Hochschule führte ich später unter der Leitung von Professor Dr. Jaccard die anatomischen Untersuchungen aus.

Meinen verehrten Lehrern Professor Dr. Jaccard und Professor Dr. Schröter, die mich bei der Ausführung meines Vorhabens allzeit unterstützten, bin ich zu großem Danke verpflichtet.

Die Behandlung des Themas erfolgte unter zwei Gesichtspunkten:

1) Die formale Entwicklung der Blütenteile mit besonderer Berücksichtigung ökologisch wichtiger Organe.

2) Die zytologische Entwicklung der generativen Organe: die Entwicklung des Pollens und der Samenanlage, die Befruchtung und die Entwicklung des Embryo.

Das zu den vorliegenden Untersuchungen verwendete Material, stammt aus unseren nordzürcherischen Standorten Glattfelden und Eglisau. Die tiefen Taldepressionen des Rheines und der einmündenden Glatt ermöglichen an ihren warmen südwest-exponierten Abhängen diesem Flüchtling der Mediterraneis sein Dasein.

Trotz diesem lokalisierten Auftreten konnte ich das in reichlicher Menge notwendige Material einsammeln, ohne die Ausrottung unserer sorgsam behüteten Rarität zu befürchten; die Pflanzen wurden reichbesetzten Standorten mit gutem Nachwuchs entnommen, während schwächere, neu sich bildende verschont blieben, um auch der Ausbreitung nicht hinderlich zu sein.

Die Fixierung der Blütenstände wurde ausschließlich mit Alkohol vorgenommen. Anfänglich wurde absoluter, später 70 prozentiger verwendet. Für die zytologischen Untersuchungen dieser Organe erwies sich die letztere Konzentration noch geeigneter.

Die Zeichnungen sind, insoweit es sich um Schnitte handelt, mit dem Abbé'schen Zeichnungsapparat aufgenommen. Die körperliche Darstellung von Organen (wie es in der Blütenentwicklung geschieht) ist in den Umrissen mit dem Zeichnungsapparat entworfen und mit Hilfe des Stereo-Mikroskopes ausgeführt worden.

Die Färbung der Schnitte wurde hauptsächlich ausgeführt mit: Ehrlich-Biondi'schem Farbengemisch, Hämatoxylin, Eisenhämatoxylin, n. Heidenhain, Hämatoxylin Delafield-Eosin-Bismarckbraun. Als besonders geeignet erwies sich die letztere, von Ernst[1]) angegebene Methode.

I. Kapitel.

Morphologie: Die Entwicklung der Blütenorgane.

A. Morphologie der Blüte.

Zum besseren Verständnis des folgenden soll einleitend eine kurze morphologische Beschreibung der Blüte und des Blütenstandes vorangehen.

Der Blütenstand nimmt als endständige Traube die Spitze der im Mittel 50 cm hohen Sproßachse ein. In den Achseln linealer Deckblätter inserieren sich die Blüten. Ihre Zahl kann bis 70 und mehr betragen.

Die Blüte ist vollständig. Die ansehnliche Blütenhülle besteht aus 6, in zwei Kreisen stehenden Perigonblättern. Die drei äußern, die Sepalen Sm, Sl_1, Sl_2 (Fig. 1, *2*) sind schalenförmig. Beim medianen Sepalum ist die Wölbung bi-symetrisch; bei den lateralen ist ihre Kulmination gegen den das mediane Sepalum begrenzenden Rand verschoben und stülpt sich an der Blumenblattspitze bugförmig aus. (Fig. 1, *2*, *Sl.*) Mit diesem Steilrand legen sich die lateralen Sepalen über das mediane Sepalum.

Weniger einheitlich ist die Ausbildung der innern Perigonblätter. Die paarigen Petalen sind einnervige, lineale Blumenblättchen. (Fig. 1, *2 Pl.*) In halber Höhe tragen sie bisweilen jederseits einen Zipfelfortsatz (Fig. 1, *3*),[2]) was A. Fischer[3]) zur Aufstellung der Abart *Hohenzolleriana* führte. Sie legen sich eng an die Grenzlinien der äußern Perigonblätter, so daß man oft den Eindruck einer organischen Verbindung haben könnte.

---

[1]) Ernst, A., Flora. Ergänzgsbd. 1902.

[2]) Annäherungsform dazu.

[3]) Fischer, Ber. d. Schweiz. Botan. Gesellsch. H. 8. p. 116. 1898.

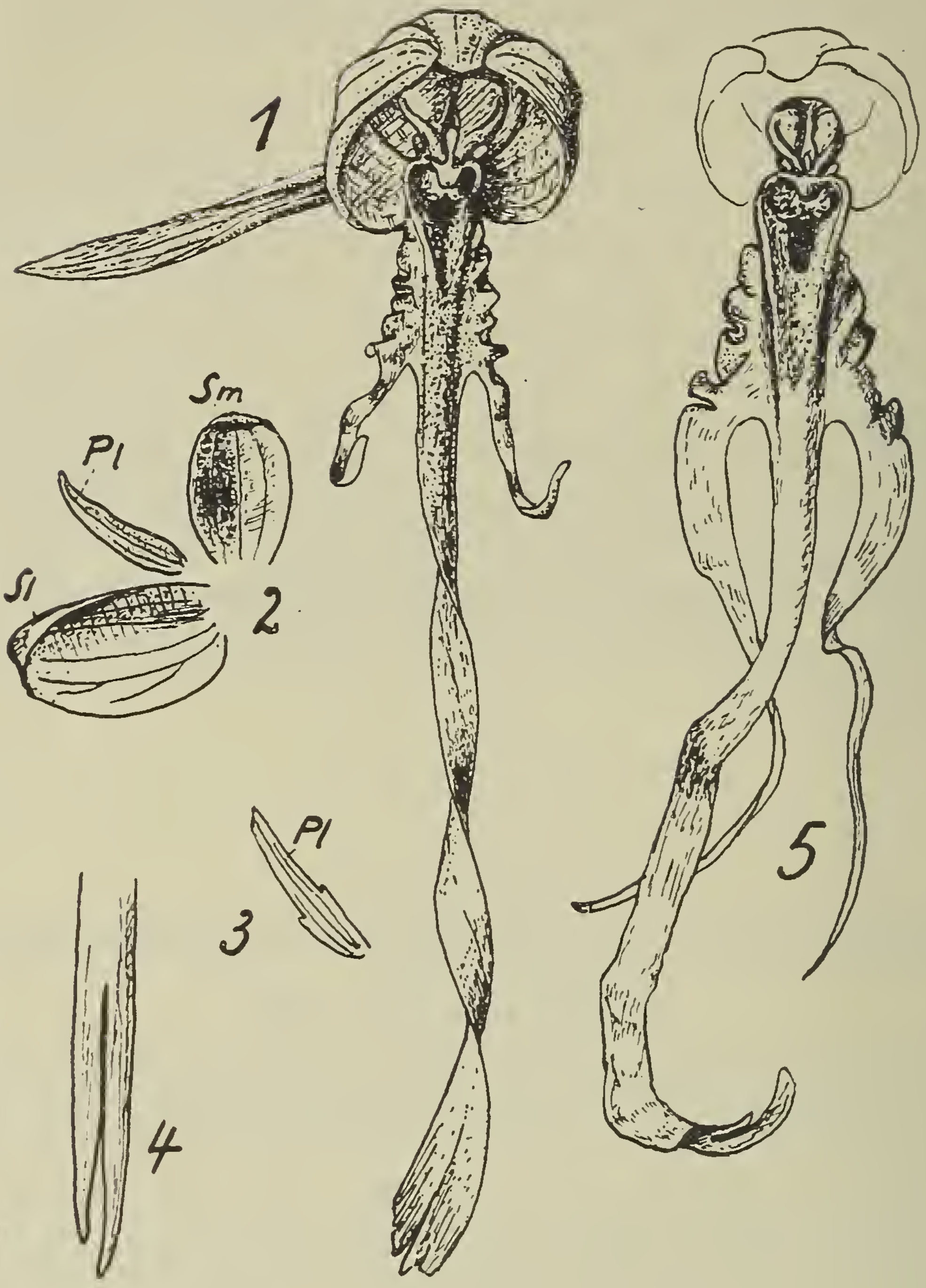


Fig. 1.[1])

1) Blüte von vorn; var. *genuina*.
2) Helmblätter von innen, ausgebreitet; var. *genuina*.
3) Laterales Petalum einer Annäherungsform zu var. *Hohenzolleriana*.
4) Ende der Lippenzunge der var. *bifida*. 1—6 Vergr. 2 : 1.
5) Labellum der var. *Thuringiaca*.

---

[1]) Angewandte Abkürzungen: A_1 = fertiles Staubgefäß. A_2 u. A_3 = Staminodien. *Arch* = Archesporegewebe. *ant* = Antipoden. *Bltb* = Blütenbecher. *Blth* = Blütenhöcker. *Bltkn* = Blütenknospe. *Bu* = Beutelchen. *Cau* = Caudicula. *Ch* = Scharnier. *Co* = Connectiv. *D* = Deckblatt. *D* = Klebscheibe. *Ek* = Eikern. *Em* = Embryo. *F* = Faserschicht. *Fbl* = Fruchtblatt. *Fh* = Fruchthöhle. G_1 = med. Narbenlappen. G_2 u. G_3 = echte, laterale Narbenlappen. *G* = Generativer Kern. *Gef* = Gefäßbündel. *Kl* = Klebmasse. *L* = Mittellamelle der Theca. *Lg* = Leitungsgewebe. *P* = Placenta. *Pl* = laterales Petalum. *Pm* = med. Petalum, Labellum. *Pschl.* = Pollenschlauch. p_1 = oberer Polkern. p_2 = unterer Polkern. p_1 u. p_2 = sec. Embryosackkern. *R* = Rostellum. *RF* = Rostellumfortsatz. *r* = Dehiszenzlinie der Anthere. *Sla* = Seitenlappen der Lippe. *Sl* = laterales Sepalum. *Sm* = medianes Sepalum. *Sp* sporogenes Gewebe. *Su* = Suspensor. *Sy* = Synergiden. sp_1 = 1. Spermakern. sp_2 = 2. Spermakern. *T* = Theca. *Tst* = Thecastielchen. *Ta* = Taptum. *V* = vegetativer Kern. *V* = zu verdrängende Schicht.

Mit den Sepalen bilden sie den kompakten halbkugeligen Blütenhelm. (Fig. 1, *1.*) Die Farbe der Helmblätter ist grüngelblich; auf der innern Seite mit rotbrauner Pigmentierung längs des Nervenverlaufes, der Blattbasen und des Helmrandes. Ihre Größe beträgt bei unsern einheimischen Formen: 10 bis 12 mm für die lateralen Sepalen, für die übrigen ihrer Anordnung entsprechend etwas weniger.

Besondere Beachtung erfordert das mediane Petalum, das Labellum. Die Lippe von *Himantoglossum* wird auffallend durch ihre außerordentliche Länge (Fig 1, *1. 5*). Man kann an ihr unterscheiden: die Lippenbasis mit dem Sporn und das Mittelstück, an dem sich die drei Lappen inserieren. Der Mittellappen verleiht durch seine ungewöhnliche Ausdehnung der Lippe ihre Länge. Die Lippenzunge, wie dieser Mittellappen genannt wird, ist bandförmig; zwei- bis dreimal um die eigene Achse gedreht, nimmt sie die Form eines gedrehten Riemens an. Das Ende der Zunge ist mehr oder weniger zweispaltig, die Teilstücke bisweilen gefranst. Eine ausgeprägte Zweispaltigkeit zeigt die neue Varietät *bifidum*[1] (Fig. 1); sie geht bei typischen Exemplaren bis 15 mm tief. Nach innen verschmälert sich die Zunge schwach und geht wieder anlaufend in das fleischige Mittelstück über. Seitlich entspringen am Mittel-

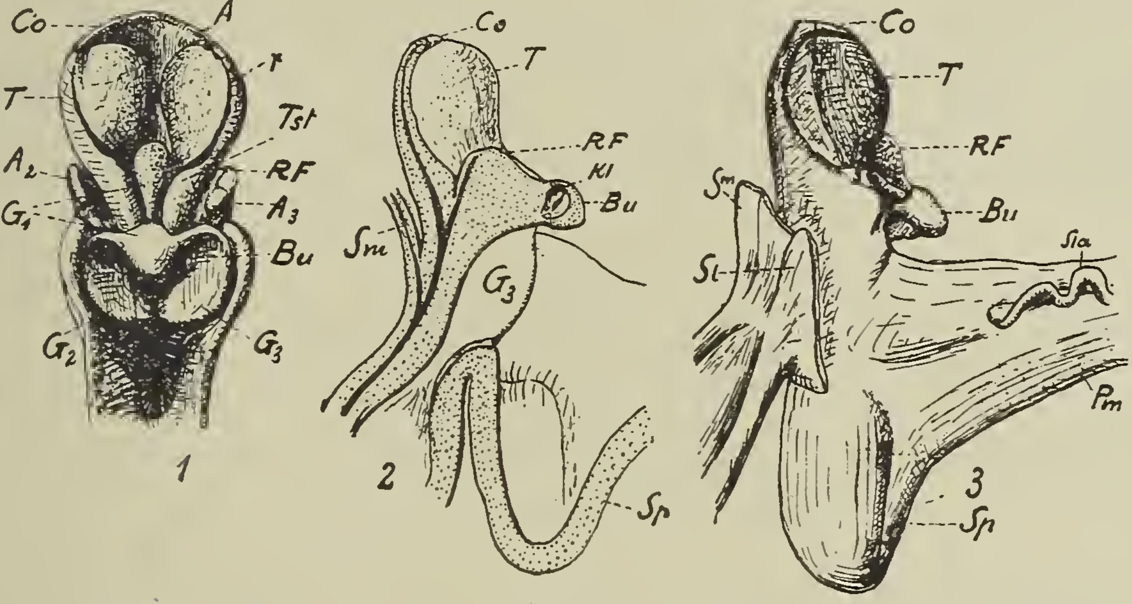


Fig. 2.

1) Gynostemium mit Lippenbasis von vorn.
2) Gynostemium mit Lippenbasis in med. Längsschnitt.
3) Gynostemium mit Lippenbasis von der Seite. 1—3 Vergr. 5 : 1.

---

[1] *Himantoglossum hircinum* var. *bifidum* Heußer nov. var. Lobus medianus profunde partitus (ca. 15 mm). Lobuli integri. Das Exemplar wurde am 18. Mai 1913 in Eglisau gefunden und ist im Herbarium Helveticum der Eidg. Techn. Hochschule niedergelegt. Stark zweigespaltene Mittellappen bildet Krauß (Allg. bot. Zeitschrift, 1913, p. 116) bei seinen Terata ab. Ich bin mir wohl bewußt, daß der systematische Wert dieser wie auch der übrigen Varietäten zweifelhaft bleibt, solange es nicht gelingt, Orchideen aus Samen zu ziehen und dann auch die auftretenden Zwischenformen als Kreuzungsprodukte zu bestätigen. Noch unsicherer scheint mir der systematische Wert der von A. von Degen (Ung.-bot. Blätter 1913, p. 308) aufgestellten Forma Johannae zu sein. Entwicklungsgeschichtlich ist eine Verschmelzung der lateralen Sepalen mit dem entsprechenden Petalen möglich, und bevor die Abänderung für mehrere Glieder des physiologischen Individuums nachgewiesen ist, liegt kein Grund vor, sie nicht als Mißbildung aufzufassen.

stück die Seitenlappen flügelartig. Die Längenvariation der Seitenlappen gegenüber der Ausdehnung des Hauptlappens hat Schulze zur Aufstellung der Abarten: var. *genuina* Schulze (Fig. 1, *1*), var. *Thuringiaca* Schulze (Fig. 1, *5*) und var. *anomala* Schulze veranlaßt.1) 2) Unser Material besteht hauptsächlich aus der varietas *genuina*; mit Ausnahme der varietas *anomala* sind aber auch die andern Varietäten vertreten. An das Lippenmittelstück schließt sich die Lippenbasis an. Sie inseriert sich am Fruchtknoten zwischen und über den lateralen Sepalen in U-förmiger Linie. Von vorn gesehen ist die Lippenbasis herzförmig. Nach hinten ist der Lippengrund zu dem ca. 4 mm langen Sporn eingesenkt (Fig. 2, *2. 3*). Der Sporneingang wird von der Lippenzunge her durch eine gleichmäßig absteigende Rinne vermittelt, die sich auf der Lippenunterseite als ein starker Kiel repräsentiert (Fig. 2, *2*). Der Sporneingang kann somit der Form eines Krugausgusses verglichen werden. Die Spornhöhle, der Sporneingang, wie die anschließende Innenfläche des Lippenmittelstückes ist dicht besetzt mit Papillen. Während diejenigen der Spornhöhle äußert zart und plasmahaltig sind (Fig. 3, *A*), sind diejenigen, die den Sporneingang bewehren und die Rinne besetzen, kräftig und haarförmig ausgezogen (Fig. 3, *B*).

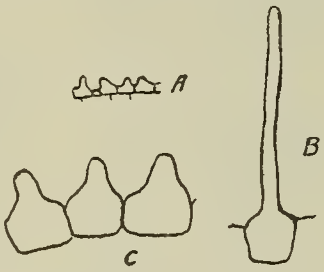


Fig. 3. Papillen. Vergr. 70:1.

Ihr Zellinhalt zeichnet sich durch stark lichtbrechende Eiweißkörperchen aus, wie sie Porsch3) in den Futterhaaren tropischer Orchideen beobachtete.

Im Bereich des Mittelstückes werden die Papillen kürzer (Fig. 3, *C*) und gehen allmählich in die schwachgewölbten Epidermiszellen der Lippenzunge über.

Die Färbung der Lippe ist auffallender als die der übrigen Perigonblätter. Lippenzunge und Seitenzipfel sind gelbbraun bis rotbraun; im auffallenden Licht schmutzig-violett. Die Mischfarben kommen zustande durch saures Anthocyan vereinzelter Epidermiszellen und das Chlorophyll des Mesophylls; sie sind um so dunkler, je häufiger die farbstoffführenden Epidermiszellen auftreten. Mittelstück und Lippengrund sind reinweiß; die Papillen verleihen ihnen kristallinen Glanz. Karminrote Zeichnung in Form von unregelmäßigen Punkten und Linien unterbrechen wirksam.

Androeceum: Das einzige fertile Staubgefäß hat die bekannte

---

1) Schulze, Die Orchideen von Deutschland. Jena 1894.

2) var. *genunina:* Seitenlappen $^1/_3$ so lang wie der Hauptlappen. var. *Thuringiaca:* Seitenlappen $^1/_2$—$^2/_3$ so lang wie der Hauptlappen. var. *anomala:* Seitenlappen reduziert.

3) Porsch, Neuere Untersuchungen über die Anlockungsmittel der Orchideenblüte. (Mitt. d. naturw. Ver. f. Steiermark. Bd. 45. 1908.)

mediodorsale Stellung. Seine Form, von vorn gesehen ist breitspatelförmig, fast herzförmig (Fig. 1, *1. 5*, Fig. 2, *1*); sie ist bedingt durch das schaufelförmige Konnektiv (*Co*, Fig. 2, *1. 2. 3*). Das Filament ist äußerst kurz; mit dem medianen Narbenlappen, dem Rostellum ($G_1 = R = Bu + RF$) ist es zum Säulchen verwachsen. Die Thecae sind keulenförmig (Griff nach unten). Die Thecaestielchen, wie wir den untern dünnen Teil nennen, konvergieren median zum fleischfarbigen Beutelchen (Bursicula, *Bu*). Das Beutelchen umschließt die einzige, einheitliche Klebmasse (*Kl*, Fig. 2, *3*). Mit ihr in Verbindung stehen die beiden in dem Thecenstielchen subepidermal entstehenden Caudiculae (*Cau*, Stöckchen, Schwänzchen), welche ihrerseits an die durch Bindesubstanz zusammengehaltene Pollenmasse anschließt. Aus diesen drei Teilen setzt sich das in Fig. 4, *1* abgebildete Pollinarium zusammen.

Die Pollenmasse ist, wie daselbst ersichtlich, ein Gefüge aus abgestumpft konischen Massulae.

Die Träger der Pollenmassen, die Caudiculae, sind dünnwandige Hohlzylinder. Sie werden aus derselben viscinösen elastischen Substanz gebildet wie die Fäden, welche die Massulae zusammenhalten. Das Austreten des Pollinariums aus den Antherenfächern wird durch die schraubenförmige Dehiszenzlinie (*r*) (Fig. 2, *1*) ermöglicht. Bei diesem Vorgang bleibt neben den Wänden des Staubbeutels die Basis der Mittellamelle der Thecae bestehen. Am Pollinarium, besonders auf der Rückseite, ist die Spur dieser trennenden Lamelle als eine Furche sichtbar, die die Pollenmasse zweiteilt, sich in den obern Teil der Caudicula fortsetzt und median wandständig aufhört. Das Lumen des darunter liegenden Caudicula-Stückes ist also einheitlich.

Die Klebdrüse ist im Grundriß viereckig, median gestreckt und nach vorn schwach verbreitert (Fig. 4, *4. 5*). Vor den Caudicula-Insertionen sind schwache Vertiefungen zu bemerken (Fig. 4, *4*); die trennende Zone der beiden ist gipflig erhöht (Fig. 4, *2*). Der hintere Teil der Klebdrüse ist abgeflacht. Ihr Aussehen ist weißlich und hyalin. Die Verbindung der Caudiculae mit der Klebdrüse geschieht durch bloßes Aufliegen; der Anschluß ist aber dennoch äußerst innig.

Am Grunde des Staubblattes sitzen beidseitig die Öhrchen, die Staminodien ($A_2 + A_3$, Fig. 2, *1*). Sie sind nach vorn abfallend, länglich und höckerig. Bisweilen mag es auch bei *Himantoglossum* vorkommen, daß sie ihre Entwicklung bis zur Pollenbildung fortsetzen. Dieser Fall wurde nur einmal beobachtet (Präparat leider zerstört). Zum Vergleich ist in Fig. 4, *8* ein in diesem Sinne verändertes Androeceum von *Orchis tridentatus* abgebildet.

Gynoeceum: Der Bau des unterständigen Fruchtknotens mit seinen drei wandständigen Plazentenpaaren und seiner durch die Resupination der Blüte bedingten Drehung bietet keine Besonderheiten. Nur möchte ich noch erwähnen: mit der Auflösung des Fruchtknotens an seinem obern Ende in die einzelnen Blütenteile werden auch die Fruchtblattspitzen frei, die Narbenlappen. Die beiden lateralen sind über dem Sporneingang als scheinbar einheit-

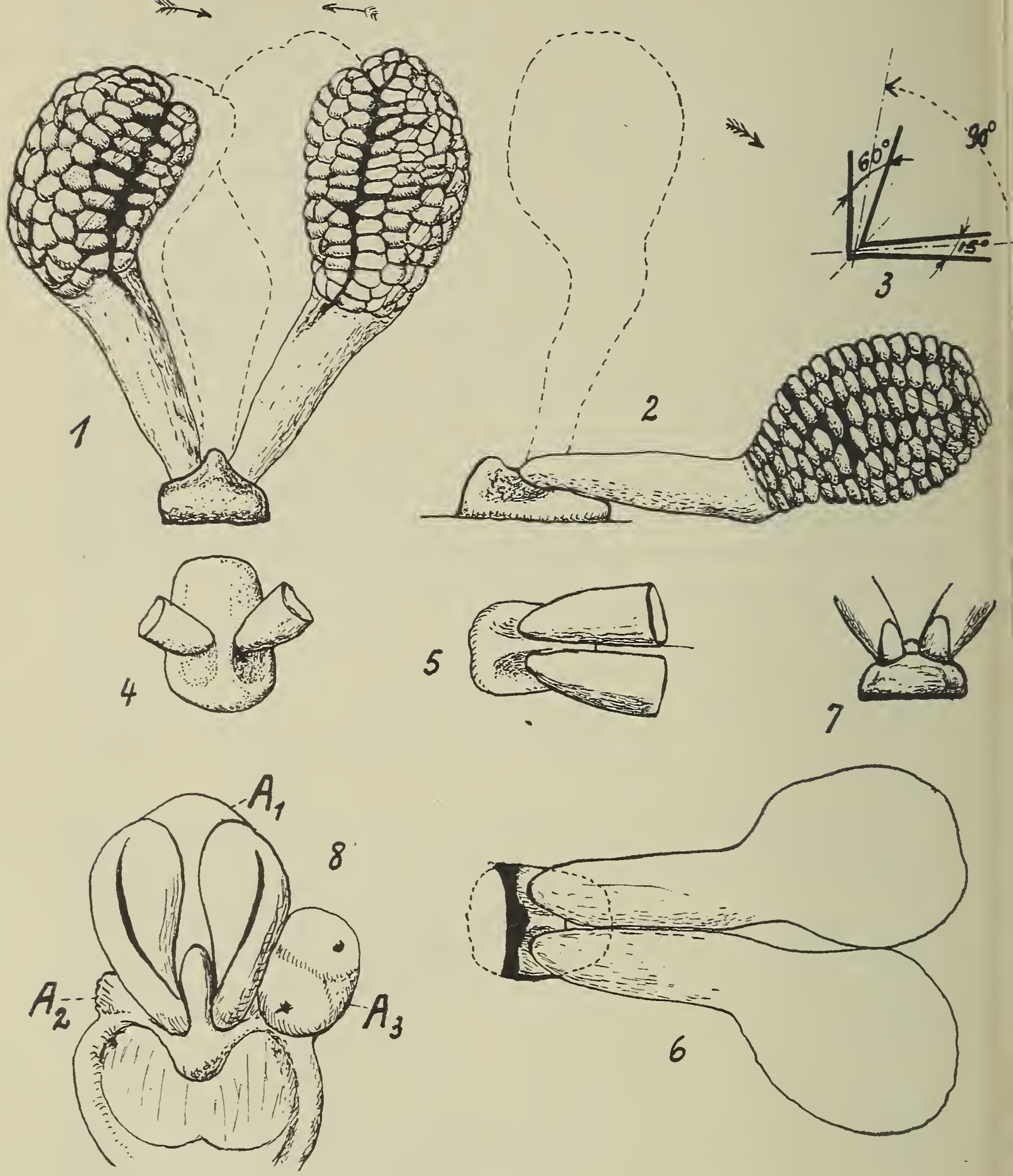


Fig. 4.

1) Pollinarium von vorn, vor der Bewegung (punktiert nach der Bewegung). Vergr. 10 : 1.
2) Pollinarium von der Seite, nach der Bewegung (punktiert vor der Bewegung). Vergr. 10 : 1.
3) Schema zur Pollinarien-Bewegung in perspektivischer Darstellung.
4) Klebdrüse von oben. Caudiculae abgeschnitten. Vor der Bewegung. Vergr. 10 : 1.
5) Dasselbe (in der Zeichnung um 90 Grad gedreht). Nach der Bewegung. Vergr. 10 : 1.
6) Pollinarium von oben, nach der Bewegung. Klebmasse vor und hinter den Caudiculae vor der Bewegung weggeschnitten. Vergr. 10 : 1.
7) Klebdrüse mit Caudiculaebasen nach der Behandlung mit Kalilauge. Von hinten gesehen. Vergr. 10 : 1.
8) Gynostemium mit einem abnormen Staminodium von *Orchis tridentatus*. Vergr. 10 : 1.

liche, rotglänzende Fläche wahrzunehmen (Fig. 2, *1. 2*). Die Narbenflächen sind von einem zähflüssigen, zuckerhaltigen Schleime belegt, der wohl von den großen im Schleime eingebetteten Papillen ausgeschieden wird. Das Rostellum, nach allgemeiner Ansicht als medianer dritter Narbenlappen aufgefaßt, setzt sich aus dem Beutelchen und dem zwischen die Thecaestielchen zahnartig vorgeschobenen Fortsatz, dem Rostellumfortsatz (*RF*, Fig. 2, *1. 2. 3*), zusammen.

In den Parenchymzellen des Fruchtknotens ist reichliche Reservestärke vorhanden. Sie ist in der Zelle immer am Grunde einseitig angehäuft, so daß sie die Vermutung einer gleichzeitigen, statolithischen Funktion bei der Drehung zu erwecken vermag. Es wird dies noch wahrscheinlicher durch den Umstand, daß mit der Ausbildung der Samen resp. dem Verschwinden der Stärke die Rückwärtsdrehung des Fruchtknotens erfolgt. Diese Spezialfrage bedarf noch genauerer Untersuchungen. Neben der Stärke führen die äußern Zellschichten auch Chlorophyll, das dem Fruchtknoten die hellgrüne Farbe verleiht.

B. **Entwicklung der Blüte.**

Wenn es auch an Literatur über die Entwicklung der Ophrydeenblüte nicht fehlt, glaube ich mit Vorliegendem doch nichts Überflüssiges auszuführen. Während Hofmeister[1]) und Wolf[2]) nur ältere Entwicklungsstadien zur Verfügung standen, richtete Pfitzer[3]) sein Augenmerk hauptsächlich auf diagrammatische Verhältnisse. *Himantoglossum* selber war dabei, abgesehen von der Pfitzerschen Angabe[4]) über die Lage der Lippe in der älteren Knospe, nie Untersuchungsobjekt. Aber auch ohne dies (der einheitliche Bau der Orchideenblüte verlangt nicht entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen von Art zu Art) ergaben meine Beobachtungen einige neue Gesichtspunkte, deren Veröffentlichung sie, wie ich glaube, rechtfertigen.

Das Material wurde von Ende Juni bis zur Blütezeit des nächsten Jahres in meistens wöchentlichen Zwichenräumen gesammelt und fixiert.

Mit dem Eintritt der Spätsommer- und Frühherbstregen (Juli bis August) hat die Tochterknolle ihre sömmerliche Ruheperiode beendigt; in der Terminalknospe regt sich neues Leben. Bei der blühfähigen Pflanze wird, nach Abgliederung der 5 Scheideblätter, der 11 bis 13 Laub- und Stengelblätter, der ganze Vegetationskegel zur Anlage des endständigen Blütenstandes.

---

[1]) Hofmeister, W., Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. (Abhandl. d. sächs. Gesellsch. d. Wissensch., mathem.-physik. Kl. V. 1861.)

[2]) Wolf, Th., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Orchideenblüte. (Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. Bd. IV.)

[3]) Pfitzer, Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Orchideenblüte. (Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. Bd. XIX.)

[4]) Pfitzer, a. a. O. p. 169.

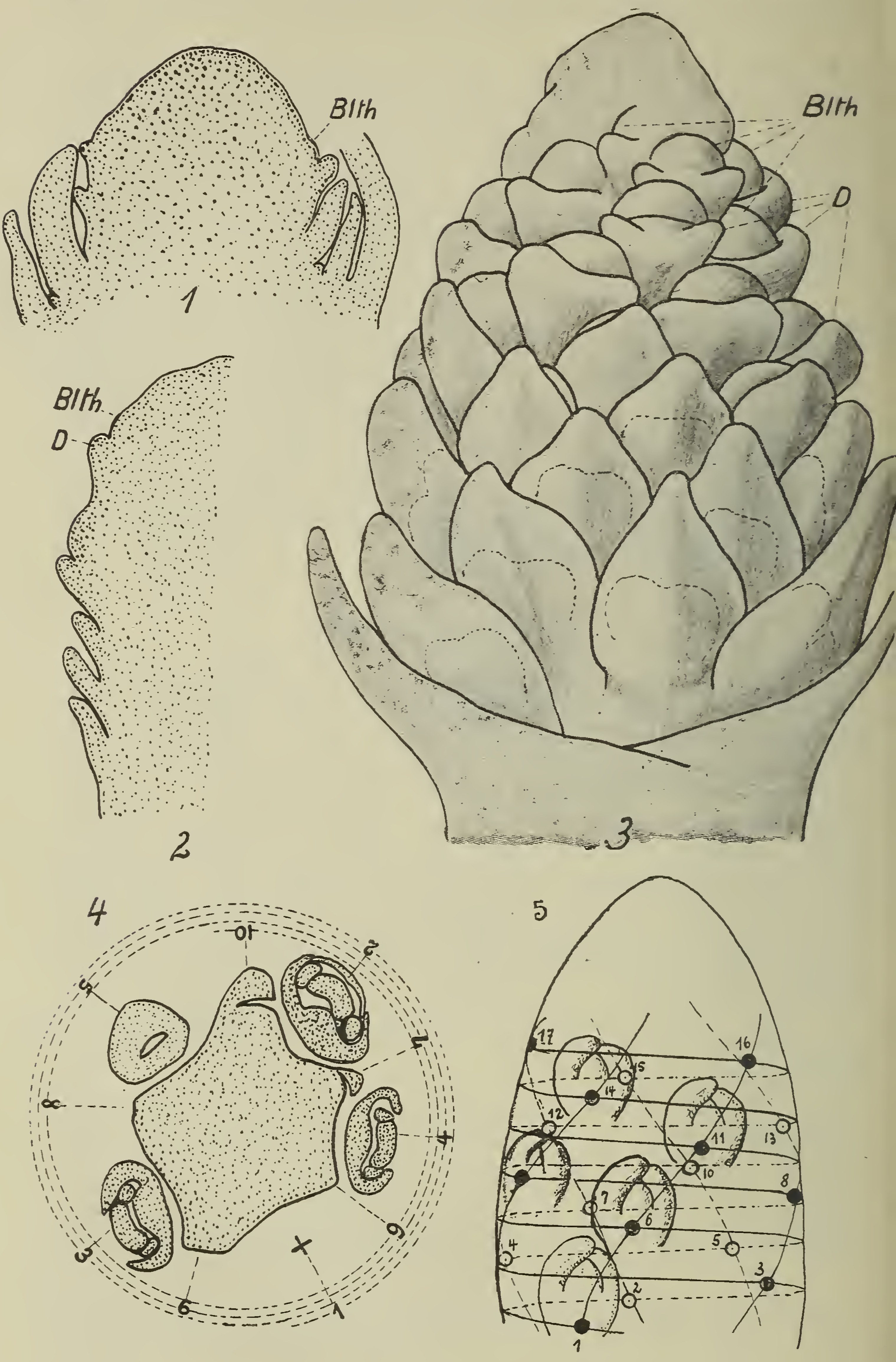

Blth
1
Blth
D
2
Blth
D
3
4
10
2
5
7
8
4
3
6
9
1
5
17
16
15
14
12
13
11
10
8
7
6
4
5
2
3
1

Fig. 5.

1) Längsschnitt durch den Blütenstand von Ende Juli 1913.
2) Längsschnitt durch den Blütenstand vom 12. August 1912.
3) Blütenstand vom 22. August 1912.
4) Querschnitt durch einen Blütenstand (15. Sept. 1912). Mit eingezeichneter Grundspirale. 1—4 Vergr. 50 : 1.
5) Schema zur Anlage der Blüten am Blütenstand.

Anfänglich ein halbkugeliger Höcker (Fig. 5, *1*), wird die zukünftige Blütenachse länglich, mit zunächst breit abgerundeter (Fig. 5, *2*), später stark konischer Spitze (Fig. 5, *3*).

Zugleich mit diesem Längenwachstum erfolgen die ersten Anlagen der Blüten. Fig. 5, *2* zeigt die Hälfte einer Blütenstandachse vom 12. August 1912 im Längsschnitt: an der Basis, über den Stengelblattanlagen, bemerken wir halbkugelige Anschwellungen, die sich wellenförmig repetieren, nach oben kleiner werden und in die glatte Vegetationsspitze auslaufen. Jede Anschwellung ist der Ort einer Blütenanlage.

Am Grunde eines jeden Blütenhöckers, wie wir diese Anschwellung nennen wollen, erscheint eine wulstartige Hervorragung (*D*), die als Anlage des Deckblattes zu interpretieren ist. Fig. 6, *5* oder die Ansicht des Vegetationskegels in Fig. 5, *3* machen ersichtlich, daß dieser Wulst zweilappig angelegt wird. Intensiveres Wachstum der Mittelzone (*m*) bewirkt aber nach kurzer Zeit Dreieckform des Deckblattes, worauf es elliptisch wird und seine Entwicklung schließlich in linear-lanzettlicher Gestalt beendigt. Die Blütenknospe wird dabei überwölbt und bleibt in der Achsel der Braktee bis zur Blütezeit beschützt.

Am vorgeschrittenen Blütenstand (Fig. 5, *3*) (22. August 1912) kommt die gesetzmäßige Anlage der Blüten an der Blütenstandachse besonders gut zum Ausdruck. Ein Querschnitt durch einen jungen Blütenstand (Fig. 5, *4*) läßt an geschnittenen Blütenknospen eine Anordnung erkennen, die ungefähr der $^2/_5$-Stellung entspricht. Das Verhältnis ist etwas zu groß; es legt sich die sechste Blüte nicht direkt über der ersten an, sondern etwas seitlich (Fig. 5, *4*) rechts oder links, je nachdem die Grundspirale links- oder rechtsläufig ist.

Entsprechende Blüten (Fig. 5, *5*):

1	6	11	16	. . . . .
2	7	12	17	. . . . .
3	8	13	18	. . . . .
4	9	14	19	. . . . .
5	10	15	20	. . . . .

erscheinen dadurch in Steilspiralen (Parastichen) angeordnet. Der ganze Blütenstand gliedert sich in 5 solche Parastichen. Die Insertionen der jungen Blütenknospen liegen, geometrisch gesprochen, in den Schnittpunkten der beiden Spiralsysteme.1)

Das acropetale Entstehen der Blüten am Blütenstand überträgt sich auch auf ihre Weiterentwicklung. So sind am jugendlichen Blütenstand immer mehrere Entwicklungsstadien zu beobachten. Die zeitliche Verschiebung zwischen Basis und Spitze beträgt anfänglich 2 bis 3 Monate (Anfang August bis Ende Oktober); zur Blütenzeit (Mitte Mai) ist sie auf 1 bis 2 Wochen reduziert.

---

1) Ich ziehe diese Betrachtungsweise der Ermittlung eines genaueren Annäherungswertes für das Stellungsverhältnis vor, sie ist einfacher und schließt jedenfalls individuelle Variationen nicht aus wie ein mathematisches Verhältnis.

Die erste Umgestaltung des Blütenhöckers (Stad. I, Fig. 6, *6. 7. 8*) kommt zustande durch starkes Wachstum der hintern und der daran angrenzenden seitlichen Randpartien. Der Höcker erscheint dadurch oben zunächst abgeplattet, dann becherförmig Dem Becher aber fehlt der vordere Rand (Stad. II, Fig. 6, *9. 10. 11*). Zutreffender noch ist die Form der eines vorn oben schwach eingedrückten Spielballes zu vergleichen. Nach diesem Stadium beginnt dann auch der vordere Rand mitzuwachsen, stuft sich aber bald in zwei parallele, transversal gestreckte Zonen ab; die vordere Zone ist die niedere. Der Becher ist nun vollständig.

Zugleich mit der Entwicklung des Blütenbecherrandes zeigen prädestinierte Stellen desselben beschleunigtes Wachstum; es entstehen Höcker, in denen wir die ersten Anlagen der Blütenorgane erkennen (Stad. III, Fig. 6, *12. 13. 14*). Aus den von Anfang erhöhten, hintern und seitlichen Randpartien gehen die Anlagen der paarigen äußern Perigonblätter hervor (Sl_1 und Sl_2). Das dritte, unpaarige Sepalum (*Sm*) entsteht aus der äußern (vorderen) Zone der vorderen Randpartie.

Der mediane Bezirk des hinteren Randes, eingekeilt zwischen Sl_1 und Sl_2, wird zur Anlage des Labellums (*Pm*). Die innere erhöhte Zone des vorderen Randes endlich gliedert sich in drei Punkte mit eigenem Wachstum. Die beiden Lateralen bilden den Ursprung der inneren Perigonblätter (Pl_1 und Pl_2), während das Mittelstück die erste Anlage des Staubgefäßes andeutet. Gerade so, wie das Labellum von den paarigen Sepalen nach innen keilförmig abgegrenzt wird (Fig. 6, *13*), gliedert sich die Anthere von ihrer ursprünglichen Verbindung mit den lateralen Petalen ab. Es erscheinen dadurch die Anlagen dieser Blütenorgane als in Kreisen (vielmehr in Ellipsen) angeordnet, wie aus den Grundrißbildern (Fig. 6, *13* und *16*) ersichtlich ist. Der äußere Kreis setzt sich zusammen aus den lateralen Sepalen (Sl_1 und Sl_2) und dem medianen Sepalum: es ist der Sepalenkreis oder der äußere Perigonkreis. Mit ihm alterniert der innere Perigonkreis, der Petalenkreis (Pl^1, Pl_2 und *Pm*). Der siebente Höcker, isoliert vor dem Zentrum gelagert, ist, wie schon erwähnt, der Ursprung der Anthere.

Auffallend an diesem ersten Entwicklungsschritt ist das ungleichzeitige Erscheinen der Organe in demselben Kreise. Ihre verschiedene Größe unmittelbar nach ihrer Entstehung ist dadurch erklärlich. Verstärkt wird dieser Größenunterschied aber auch durch die ungleichmäßige Entwicklung des Becherrandes, auf dem die Organe entspringen. Blütenknospen, in Transversalansicht oder in medianem Längsschnitt, die einem Stadium III, IV oder V entsprechen (Fig. 6, *12. 14. 15. 17. 18. 19. 21. 22*), erläutern diese Verhältnisse. Am ausgeprägtesten kommt die Erscheinung im äußern Perigonkreis zur Geltung; durch die zuerst sich bildenden paarigen Sepalen einerseits, durch das zuletzt entstehende unpaarige Sepalum andrerseits. Geringer, aber immer noch deutlich ist im innern Perigonkreis der Größenunterschied der verspäteten, paarigen Petalen, dem kräftigen Labellum gegenüber, festzustellen.

Fig. 6.

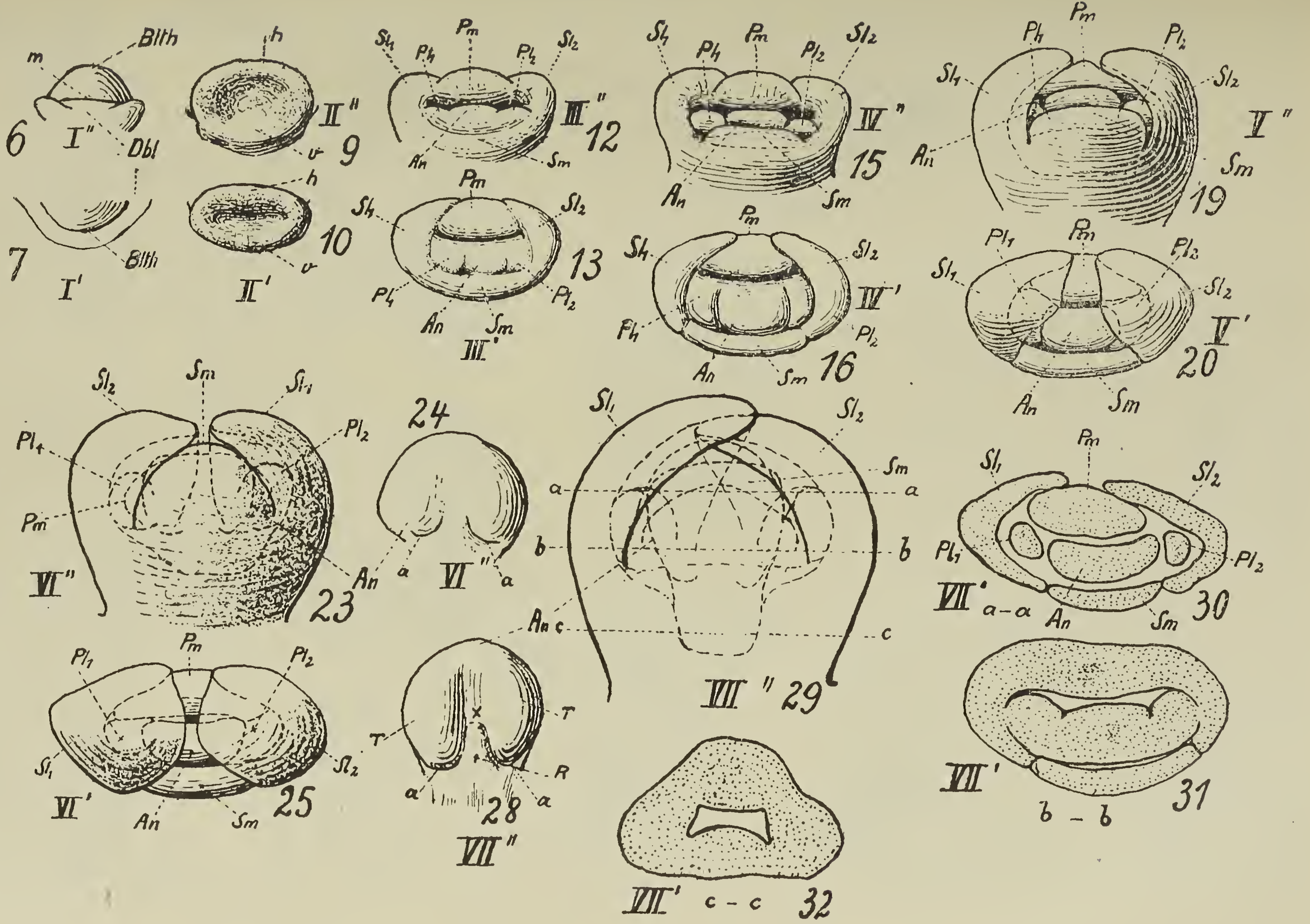

6
I"
m
Blth
Dbl
7
I'
Blth
9
II"
h
v
10
II'
h
v
12
III"
Sl1
Pl1
Pm
Pl2
Sl2
An
Sm
13
III'
Pm
Sl1
Sl2
Pl1
Pl2
An
Sm
15
IV"
Sl1
Pl1
Pm
Pl2
Sl2
An
Sm
16
IV'
Pm
Sl1
Sl2
Pl1
Pl2
An
Sm
19
V"
Pm
Pl1
Pl2
Sl1
Sl2
An
Sm
20
V'
Pm
Pl1
Pl2
Sl1
Sl2
An
Sm
23
VI"
Sl2
Sm
Sl1
Pl1
Pl2
Pm
An
24
VI"
a
a
25
VI'
Pm
Pl1
Pl2
Sl1
Sl2
An
Sm
28
VII"
T
T
R
a
a
29
VII"
Sl1
Sl2
Sm
a
a
b
b
An c
c
30
VII'
a – a
Pm
Sl1
Sl2
Pl1
Pl2
An
Sm
31
VII'
b – b
32
VII'
c – c

Fig. 6.

Stad. I: *6—8*) Blütenhöcker vom 28. Aug. 1912. Vergr. 70 : 1.

- *6*) Aufriß.
- *7*) Grundriß.
- *8*) med. Längsschnitt (siehe unten).

Stad. II: *9—11*) Blütenbecher vom 26. Aug. 1912. Vergr. 70 : 1.

- *9*) Aufriß.
- *10*) Grundriß.
- *11*) med. Längsschnitt.

Stad. III: *12—14*) Blütenknospe vom 10. Sept. 1912. Vergr. 70 : 1.

- *12*) Aufriß.
- *13*) Grundriß.
- *14*) med. Längsschnitt.

Stad. IV: *15—18*) Blütenknospe vom 10. Sept. 1912. Vergr. 70 : 1.

- *15*) Aufriß.
- *16*) Grundriß.
- *17*) med. Längsschnitt.
- *18*) seitlich geführter Parallelschnitt zu *17*).

Stad. V: *19—22*) Blütenknospe vom 10. Sept. 1912. Vergr. 70 : 1.

- *19*) Aufriß.
- *20*) Grundriß.
- *21*) med. Längschnitt.
- *22*) seitlich geführter Parallelschnitt zu *21*).

Stad. VI: *23—27*) Blütenknospe vom 15. Sept. 1912. Vergr. 70 : 1.

- *23*) Aufriß.
- *24*) Antherenanlage v. innen.
- *25*) Grundriß.
- *26*) med. Längsschnitt.
- *27*) durch eine Theca geführter Parallelschnitt zu *26*).

Stad. VII: *28—34*) Blütenknospe vom 29. Sept. 1912. Vergr. 70 : 1.

- *28*) Anthere von innen.
- *29*) Knospe im Aufriß.
- *30*) Querschnitt nach *a—a*.
- *31*) Querschnitt nach *b—b*.
- *32*) Querschnitt nach *c—c*.
- *33*) med. Längsschnitt.
- *34*) Parallelschnitt durch eine Theca geführt.
- *35*) Parallelschnitt zwischen *33* und *34*.

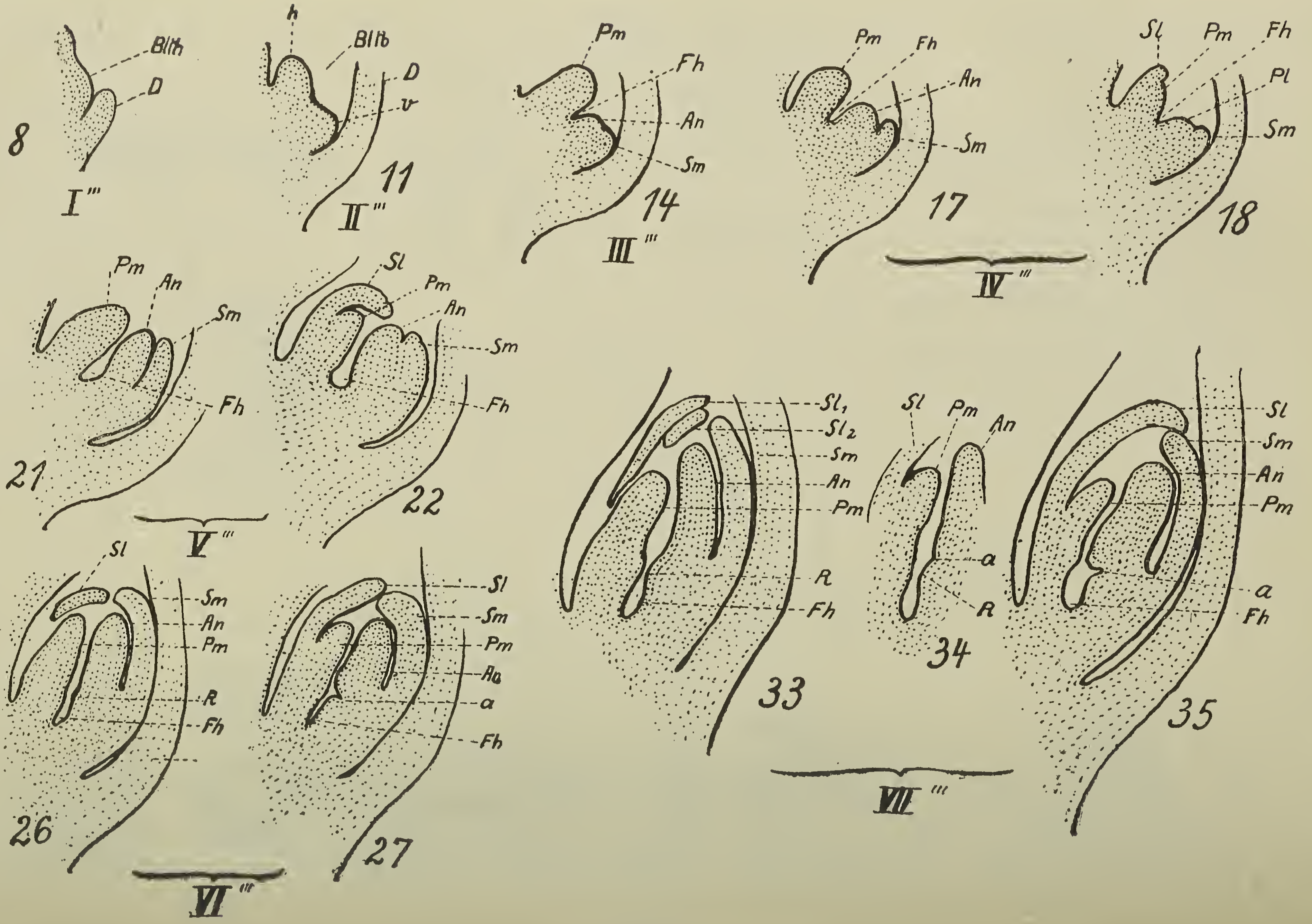

8
Blth
D
I'''
h
Blth
D
v
11
II'''
Pm
Fh
An
Sm
14
III'''
Pm
Fh
An
Sm
17
Sl
Pm
Fh
Pl
Sm
18
IV'''
Pm
An
Sm
Fh
21
Sl
Pm
An
Sm
Fh
22
V'''
Sl
Sm
An
Pm
R
Fh
26
Sl
Sm
Pm
An
a
Fh
27
VI'''
Sl1
Sl2
Sm
An
Pm
R
Fh
33
Sl
Pm
An
a
R
34
Sl
Sm
An
Pm
a
Fh
35
VII'''

Fig. 6.

Abnorm ist auch das relative Voraneilen der Anthere, die gleichzeitig mit den lateralen Petalen entsteht.

In diesem Stadium erscheinen also die Knospenteile etagenförmig angeordnet; ihre Spitzen liegen in einer schiefen Ebene, die von vorn nach hinten steigt. In der Knospenanlage ist diese Ebene im Kontakt mit dem Deckblatt. Die Vermutung liegt nun nahe, daß diese Entwicklungsabnormität eine mechanische Wachstumhemmung ist; verursacht durch die angepreßte Bractee. Als eine solche Störung wäre darnach schon die unregelmäßige Entwicklung des Blütenbecherrandes aufzufassen. Der experimentelle Beweis dieses Problems ist nicht leicht zu führen, sicher nicht an Himantoglossum; die Amputation der Deckblattanlage hätte nicht nur eine starke Verletzung des Vegetationskegels zur Folge, es würden noch mehr die vegetativen Organe, die teilweisen Ernährer der Pflanze geschädigt, so daß eine ungestörte Entwicklungsfolge ausgeschlossen wäre.

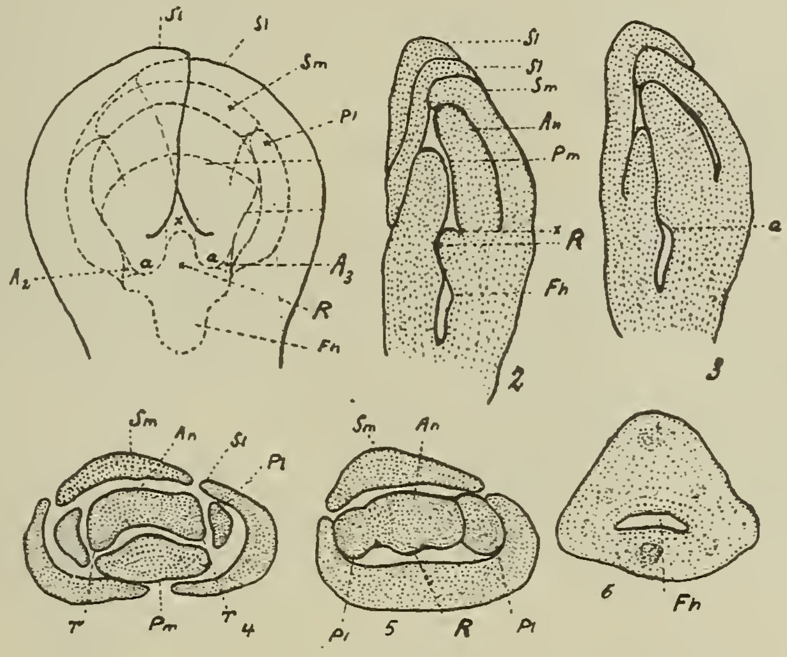


Fig. 7.

Stad. VII: 1—*6*) Blütenknospen vom 27. Oktober 1912. Vergr. 35 : 1.
1) Ansicht von der Lippe her.
2) Medianer Längsschnitt.
3) Parallelschnitt zu *2* durch die Theca geführt.
4) Querschnitt durch den Perigon.
5) Querschnitt auf der Höhe des Rostellums geführt.
6) Querschnitt durch den Fruchtknoten.

Schon in Stadium III (Fig. 6, *12. 13*) sind zwischen den einzelnen Organen schwache Furchen sichtbar. Mit fortschreitender Differenzierung wird die Begrenzung ausgeprägter (Fig. 6, *16. 20*). Von diesen Furchen zu unterscheiden ist die starke transversale Falte *Fh*, begrenzt durch das Labellum hinten, durch die Anthere und die paarigen Petalen vorn und seitlich. Ihre Entstehung wie ihre Bedeutung ist wesentlich anders:

Bei den beschriebenen Wachstumvorgängen hat sich nämlich die zentrale Zone des Blütenbechers nicht, oder nur sehr wenig beteiligt. Die Wirkung ist ein relatives Einsinken dieser Partie, was schließlich zur Bildung einer achsialen Blütenhöhle führt. Die medianen Längsschnitte aufeinanderfolgender Stadien (Fig. 6, *11. 14. 17. 21. 26. 33.* etc.) bringen diese relative Einfaltung der Blütenhöhle *Fh*, der nachmaligen Fruchthöhle, zur Darstellung. Die Auskleidung der Höhle besteht aus den dichtgedrängten plasmareichen Zellen des Protoderms, wie sie auch an den Blütenhöckern auftreten (Fig. 5, *1. 2*). (Um die Anordnung der Zellen in den Zeichnungen schematisch zu charakterisieren, sind die Zellzentren durch Punkte angedeutet.)

Die weitere Entwicklung der Blumenblätter nimmt mit Ausnahme der Lippe gleichmäßigen Verlauf. Stad. V (Fig 6, *19. 20. 22*) zeigt, wie sich die paarigen Sepalen über die andern Knospenteile zu wölben beginnen, wie sie mehr und mehr schalenförmig werden. Mit ihren hintern, seitlichen Rändern überflügeln sie das Labellum bis zur gegenseitigen Berührung; mit den obern Rändern, den Blattspitzen aber gelangen sie zur gegenseitigen Deckung (Fig. 6, *23. 29*; Fig. 7, *1. 2* etc.). Es schiebt sich das eine laterale Sepalum über das andere hinweg; das rechte überdeckt das linke bei rechtsläufiger Grundspirale, das linke das rechte bei linksläufiger Grundspirale (Fig. 5, *5*), eine Erscheinung, die sich hübsch nach den Prinzipien der Raumausfüllung erklären läßt.

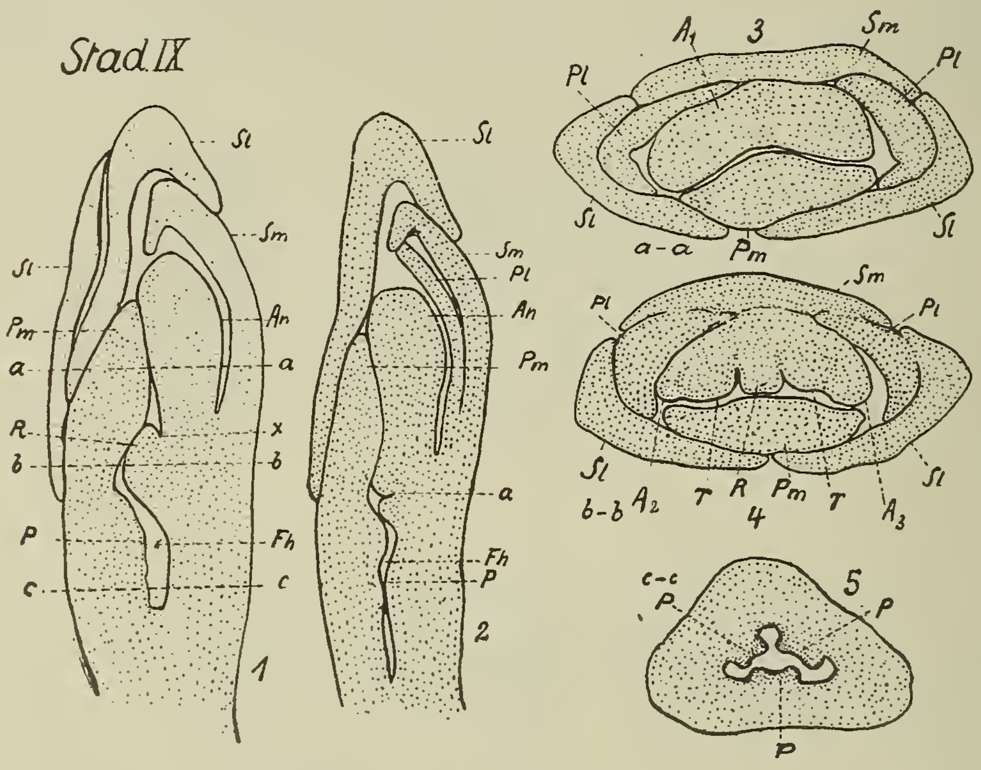


Fig. 8.

Stad. IX: *1—5*) Blütenknospen vom 27. Oktober 1912. Vergr. 35 : 1.
1) medianer Längsschnitt.
2) Parallelschnitt zu *1* durch eine Theca geführt.
3) Querschnitt durch das Perigon nach *a—a*.
4) Querschnitt in der Höhe des Rostellums nach *b—b*.
5) Querschnitt durch den Fruchtknoten nach *c—c*.

Das unpaarige Sepalum besitzt im Zwischenstadium V—VI rapides Wachstum (vielleicht eine Reaktion auf die vorangegangene Hemmung) und erlangt die Ausdehnung der lateralen Sepalen. Dabei legt es sich innig an letztere an, an der Spitze sogar sich unter dieselben schiebend. In der reifen Blütenknospe (Fig. 10, *8*) ist der unterschobene Rand zu einer Rinne ausgebildet, in die sich die deckenden Ränder der lateralen Sepalen legen und so die feste Verbindung V dieser Helmblätter erzeugen. Die Form des medianen Sepalums, die es dann auch zeitlebens beibehält, ist flachschalig, eliptisch.

An die Grenzlinien von Sl_1 und Sl_2 mit Sm legen sich die linear sich entwickelnden paarigen Petalen eng an (Querschnitte der Stadien V und ff.). Der äußerst innige Kontakt dieser 5 Perigonblätter bedingt eine festgeschlossene Hülle um die innern Organe. Erst zur Blütezeit wird sie durch das Labellum gesprengt und helmförmig ausgebreitet.

Von dieser gleichartigen Entwicklung weicht das sechste Perigonblatt, das Labellum, ab. Seine kräftige Anlage, die noch einen Teil des dorsalen Becherrandes umfaßt (Fig. 6, *12. 13*), läßt besonderes Verhalten erwarten. Anfänglich die Größe der paarigen Sepalen einnehmend, zeigt es mit Stadium V einsetzendes, relativ verzögertes Wachstum. Bis Stadium X (älteste Blüte eines Blütenstandes vom 27. Oktober 1912) ist die Lippe das niedrigste Organ. Im Monat November beobachten wir die Gegenwirkung in einem stark beschleunigten Wachstum. Die breite, zungenförmige Labell-Anlage ändert dabei ihre Gestalt so, daß sie am besten mit der Form eines menschlichen Rumpfes verglichen werden kann (Fig. 10, *1*). Der untere Teil ist beckenförmig; das Mittelstück, lendenartig eingezogen, besitzt dreieckförmigen Querschnitt (Fig. 9, *5*; Fig. 11, *1*;

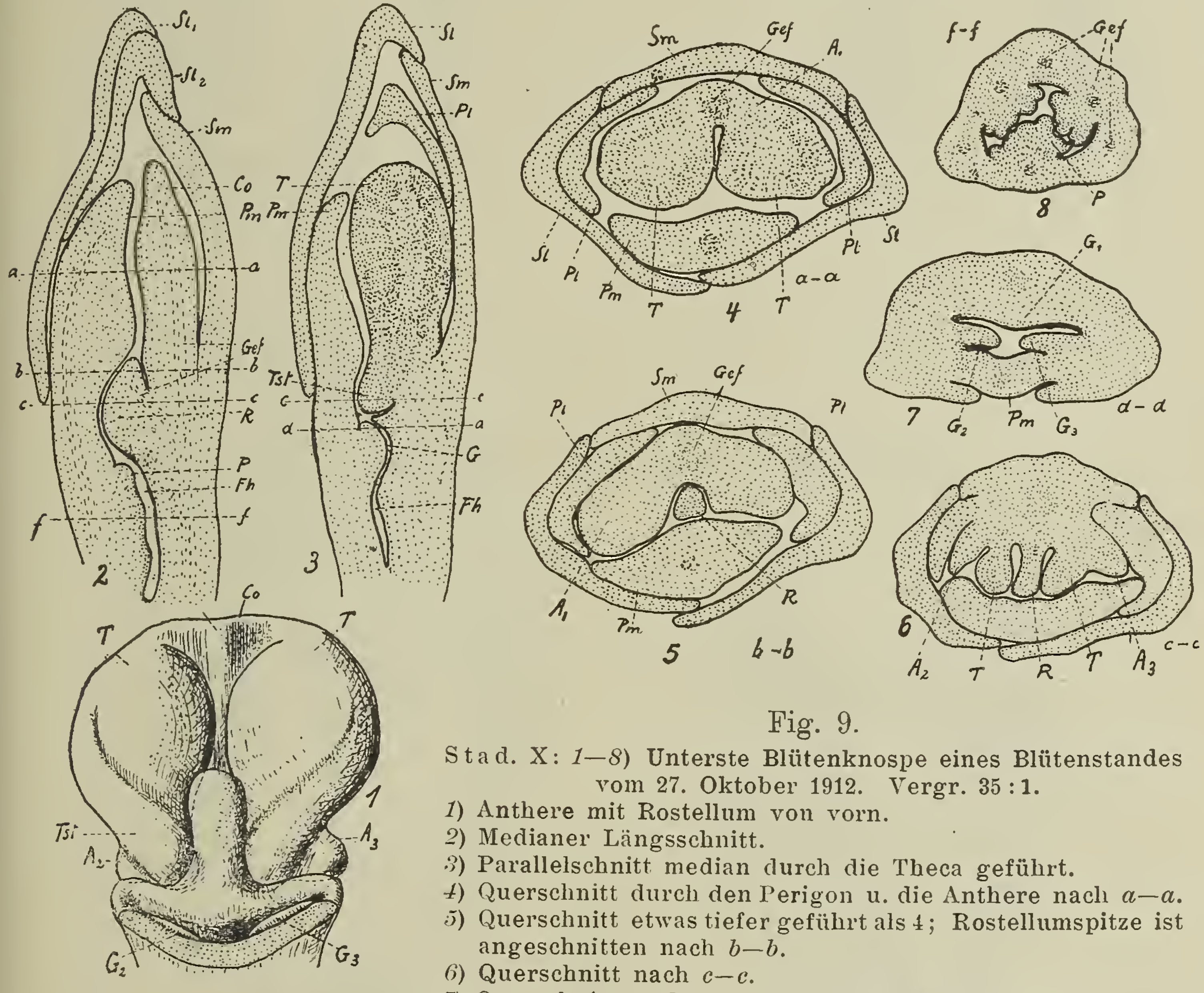


Fig. 9.

Stad. X: *1—8*) Unterste Blütenknospe eines Blütenstandes vom 27. Oktober 1912. Vergr. 35 : 1.

1) Anthere mit Rostellum von vorn.
2) Medianer Längsschnitt.
3) Parallelschnitt median durch die Theca geführt.
4) Querschnitt durch den Perigon u. die Anthere nach *a—a*.
5) Querschnitt etwas tiefer geführt als 4; Rostellumspitze ist angeschnitten nach *b—b*.
6) Querschnitt nach *c—c*.
7) Querschnitt nach *d—d* (noch tiefer geführt als *5*).
8) Querschnitt durch den Fruchtknoten nach *f—f*.

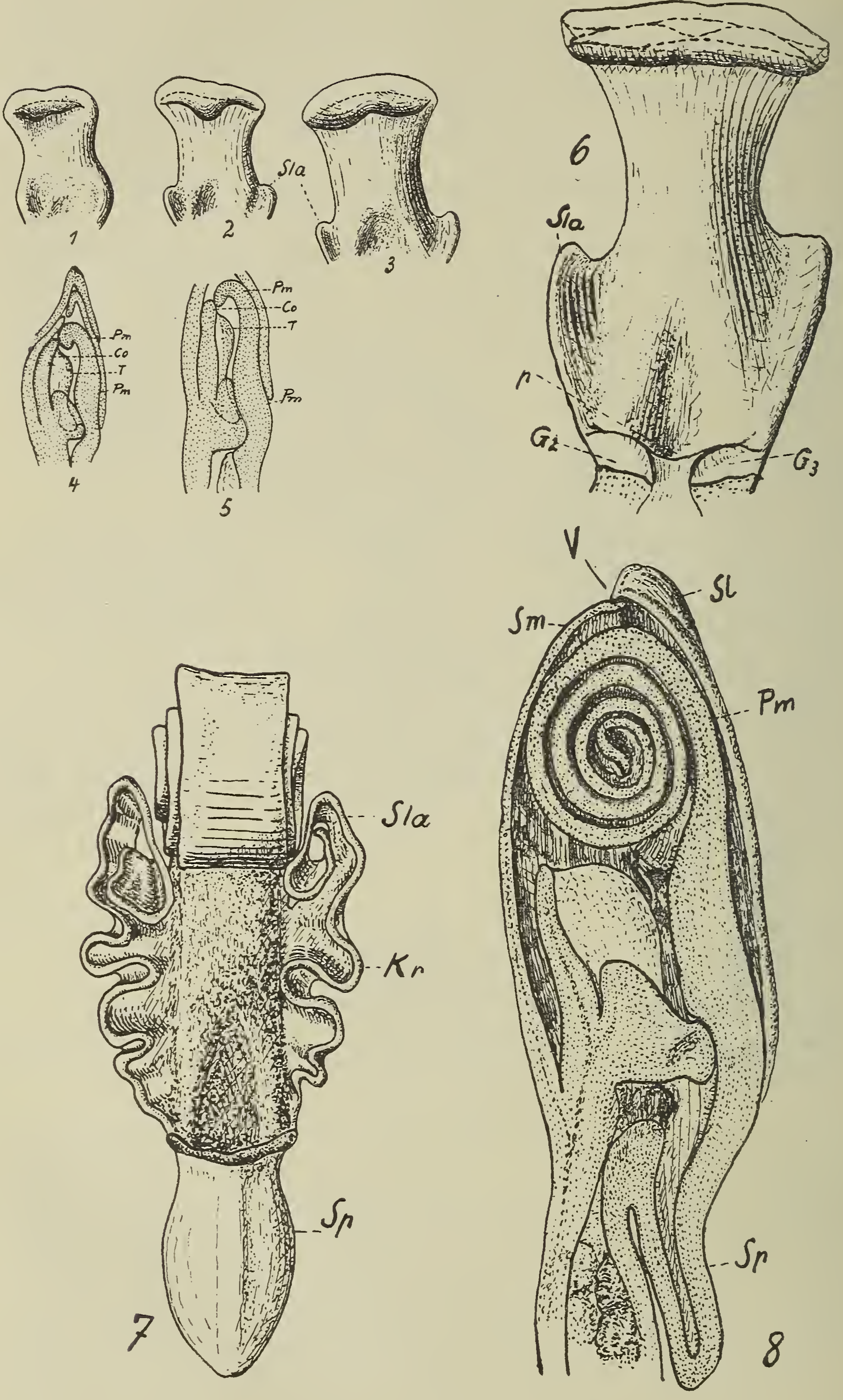

1
2
Sla
3
Pm
Co
T
Pm
4
Pm
Co
T
Pm
5
6
Sla
p
G2
G3
V
Sl
Sm
Pm
Sla
Kr
Sp
7
Sp
8

Fig. 10.

1) Lippe von vorn, beginnende Umkrempelung. Blütenkn. v. 23. Nov. 1912. Vergr. 35 : 1.
2) Dasselbe in vorgerückterem Stadium. Anlage der Seitenlappen. Vergr. 35 : 1.
3) Dasselbe vorgerückter. Vergr. 35 : 1.
4 u. *5*) Anfangsstadium der Lippeneinrollung im medianen Längsschnitt. Vergr. 35 : 1.
6) Lippe von innen, 9. März 1913. Vergr. 15 : 1.
7) Lippe von innen, Stadium vor dem Aufblühen. Vergr. 5 : 1.
8) Med. Längsschnitt durch eine Knospe vor dem Aufblühen. Vergr. 5 : 1.

Fig. 12, *11*), während die Spitze wieder flach zungenförmig ist. Die den Hüften entsprechenden Stellen sind die Ausgangspunkte der zwei Seitenlappen *Sla*, wie Fig. 10, *2. 3* bestätigen. Durch das intensive Wachstum der Lippe entsteht nach kurzer Zeit Kontakt mit den übrigen Perigonblättern. Ihre festgeschlossene Hülle aber lenkt die Labellspitze nach unten ab (Fig. 10, *4*), wo sie durch das schaufelförmige Konnektiv *Co* aufgenommen und über die Thecae weitergeleitet wird, dem Lippenkörper zu (Fig. 10, *5*). Es findet also eine Umkrempelung der Labellspitze statt, bei der sich der Blütenhelm und die Antherenspitze wesentlich beteiligen.[1] Das fortschreitende Wachstum und der dreiseitige Widerstand bedingen schließlich ein uhrfederartiges Einrollen der Lippenspitze (Fig. 10, *6. 7*). Die räumlichen Verhältnisse gestatten, die Knospenlage der Lippe als eine mechanische Erscheinung aufzufassen. Der Versuch, diese Auffassung experimentell zu stützen, mißlang. Die beim Aufschlitzen des Blütenhelmes entstehenden Wunden genügten, das Wachstum aufzuheben und der Fäulnis Angriffspunkte zu verschaffen.

Eine ähnliche Einrollung erfahren auch die Seitenlappen der Lippe. Sie wird durch die lateralen Sepalen und den Lippenkörper selbst eingeleitet. Die Rollachsen stehen senkrecht zur Lippenebene, denn durch die ablenkenden Sepalen wird der Lappen vor der Rollung um 90 Grad aufgedreht. Randlich entstehen dabei durch die einseitige Stauchung kunstvolle Krempelungen (*Kr*, Fig. 10, *7*).

Die Aktivität dieser drei Rollen kommt gespannten Federn gleich. In Anwendung gelangen sie beim Öffnungsmechanismus der Knospe.

Während dieser terminalen Wachstumsvorgänge des Labells wirkt intercalares Wachstum der Lippenbasis stark formverändernd, besonders intensiv ist es in der medianen Partie direkt über der Lippeninsertion. Das Resultat ist eine sackförmige Ausstülpung nach hinten (*Sp*, Fig. 10, *6*; 11, *11*), die sich parallel an die Blütenachse legt (Fig. 12, *12. 13*). Es ist dies die Anlage des Sporns. Der Ausstülpung folgt auch der Mittelnerv der Lippe (Fig. 12, *12*). Aber auch der vordere Teil der Lippenbasis erleidet eine rinnige Einsenkung, so daß sich das kurze Lumen der Spornhöhle gleichsam in diese erweitert (Fig. 12, *2—7*) und in das gewölbte schmale Mittelstück ausläuft (Fig. 12, *8—11*).

Die Seitenlappen erscheinen nunmehr flügelartig am Lippenkörper inseriert. Nach dieser endgültigen Formveränderung der Lippe spezialisieren sich die Epidermiszellen der Spornhöhle, der Rinne und der Innenfläche des angrenzenden Mittelstückes zu feinwandigen plasmareichen Papillen.

Mit der Entwicklung der Perigonblätter schreitet auch die Ausbildung der Staub- und Fruchtblätter einher. Besonderes Interesse bietet die gleichzeitige Entstehung der blütenbiologisch so wichtigen Einrichtung, an deren Bildung sich bekanntlich[1]) beide Organkreise gemeinsam beteiligen.

---

[1] Ökologisch ist die anfängliche Wachstumsverzögerung der Lippe dadurch erklärt. Sie steigert ihr Wachstum erst dann, wenn sich die Anthere und der Blütenhelm soweit entwickelt haben, wie es für ihre Formgestaltung nötig ist.

Fortschreitend in der Beschreibung der Gestaltentwicklung der generativen Blütenkreise, wollen wir an Hand der Abbildungen zugleich auch die Entwicklung dieser Bildungen verfolgen.

Fruchtblätter: Der Entstehungsort der Fruchtblätter ist die hohle Blütenachse, aus der der unterständige Fruchtknoten hervorgeht. An der Blütenachse beobachten wir vorerst eine allgemeine Vergrößerung, besonders eine achsiale Ausdehnung (Stadium VII—XI), die in den jugendlichen Stadien auf intercalarem Wachstum und später durch bloße Zellvergrößerung erreicht wird. Die äußere Form entspricht einem dreiseitigen Prisma, das mit einer Seitenfläche der Blütenstandachse anliegt; ihr Querschnitt ist also dreieckig. Anfänglich besitzt sie flaches Lumen (Fig. 6, *32*; Fig. 7, *6*), später wird es ebenfalls dreieckig und zwar in gleicher Stellung wie der äußere Umriß. Im Zwischenstadium VIII, IX (anfangs Oktober) tritt im Protoderm, welches die Achsenhöhle auskleidet, in drei Längsstreifen lebhaftes Wachstum ein. Im Querschnitt c—c (Fig 8, *5*) zeigen sich die entsprechenden Neubildungen schon als drei einrinnige Erhöhungen (*P*). Auf den Rinnenrändern entspringen alternierende Höcker, aus denen sich bis zum reifen Knospenstadium reichverzweigte Äste entwickeln (Fig. 12, *1*). Jedes Zweigende wird zu einer Samenanlage. Die drei Längsstreifen sind also nicht anders als die drei Plazenten, mit deren Hilfe wir die Dreizahl der Fruchtblätter und ihre episepale Anordnung feststellen können, denn im übrigen ist der Querschnitt durch die Blütenachse völlig einheitlich, allerdings mit Ausnahme der durch englumige Zellen charakterisierten Gefäßbündelanlagen. Die sechs Anlagen derselben sind zu dreien episepal, zu dreien epipetal angeordnet.

In den Winkelzonen, wo sich die Fruchtblattränder zu den Plazenten umbiegen, setzt mit Stad. VII in den betreffenden Protodermzellen intensive Längsteilung ein. Den übrigen Epidermiszellen der Fruchthöhle gegenüber sind sie bei gleicher Längenausdehnung englumig. Bis zur Anthese verfolgt, erweisen sie sich als die sezernierenden Zellen der von Hofmeister[2]) und später von Guignard[3]) erwähnten Pollenschlauch-Leitungswege.

Betrachten wir die vordere Wand der Fruchthöhle von innen (wir wollen in der Folge die Blütenknospe so orientieren, daß die Lippe vorn ist, also in der Stellung der resupinierten Blüte), so ist in Stadium III, IV, V festzustellen, wie sie glatt in die Anlage der Anthere übergeht. In Stad. VI aber sind auf der Anthereninnenseite zwei schwache, laterale, nach unten konvexe Furchen „a" sichtbar, die sich median nach oben entwickeln bis gegen die Antherenspitze (Fig. 6, *24*). Wenig über der Umbiegung wird durch zwei opponierte Seitenfurchen der Bogen x gebildet. (Stad. VII Fig. 6, *28.*) Nach der allgemeinen Auffassung der Orchideenblüte wird diese jochförmige Linie a—x—a von großer Bedeutung; sie trennt morphologisch die obenliegende Anthere (♂ Geschlecht) von der untenliegenden Fruchthöhle (♀) ab (Fig. 6, *27. 35*). Zustande kommt diese Trennungslinie durch bevorzugtes Wachstum in den Zonen der lateralen Antherenhälften oberseits und der medianen, zum Teil zwischen die beiden ersten greifenden Partie (*R*), unterseits. Dieser letztere Höcker entspricht (bei der Annahme der geschlechtertrennenden Linie a—x—a) der Spitze des hintern Fruchtblattes und muß somit als medianer Narbenlappen bezeichnet werden. An den folgenden Stadien überzeugen wir uns leicht, daß dieser Narbenlappen den Ursprung des Rostellums (= Rostellumfortsatz + Bursicula) bildet. Bevor wir aber näher auf diese Verhältnisse eingehen, wollen wir uns nach den Narbenlappen der lateralen Carpelle umsehen und zweckmäßig den Anfang der Antherenentwicklung voranstellen.

---

[1]) Wolf, a. a. O.

[2]) Hofmeister, a. a. O. p. 684.

[3]) Guignard, Sur la pollinisation et ses effets chez les Orchidées. (Ann. d. sc. nat. bot. Sér. 7. T. IV. p. 202.)

In den seitlich der Medianen geführten Längsschnitten von Stad. XI (Fig. 10, *6*; 11, *3*) fallen uns zwei bei der Lippeninsertion entspringende Anhängsel (G_3 G_2) zum ersten Mal als selbständige Organe auf. Die Lage dieser lappenförmigen Wülste ist interplazental, so daß uns nichts hindert, sie als laterale Fruchtblattspitzen oder Narbenlappen aufzufassen. Ohne jeden Zweifel gelingt uns ihre Deutung in folgendem Stadium: Während sich der leichte Absatz (*Sp*, Fig. 11, *10. 11*) bereits zum Sporn ausgestülpt hat (Fig. 12, *12*), nehmen sie, nunmehr isoliert, stark an Größe zu und schicken sich an, die Fruchthöhle zu überdecken, sie abzuschließen (Fig. 12, *13. 14*). Ihr Protoderm bildet sich gleichzeitig als papillöses Gewebe, als typisches Narbengewebe aus. G_2 und G_3 sind in der Tat die lateralen Narbenlappen. Es ist nun nicht schwer, die Anlagen dieser Organe in geeigneten Längs- und Querschnitten bis hinunter zu Stad. VII festzustellen. Zum Auftreten des papillösen Gewebes ist zu bemerken, daß sich solches auch im Staubweg und besonders an der Basis des medianen Narbenlappens ausbildet (*Np*, Fig. 13, *1 2*). Bekanntlich gibt die Literatur[1]) an, daß nur die beiden lateralen Narbenlappen empfängnismäßig seien. Wenn nun nicht jede anatomische und tinktionelle Übereinstimmung täuscht, so muß auch der med. Lappen fähig sein, Pollen zum Keimen zu bringen.

Staubblatt: Die bei der Antherenanlage (Fig. 28, Taf. V) erwähnten lateralen Zonen mit erhöhtem Wachstum sind die Anfänge der Thecae-Bildung. Ihre Entwicklung gestaltet sich so, daß es scheint, sie modellieren sich keulenförmig aus der Grundlage heraus, das schaufelförmige Konnektiv zurücklassend (Fig. 6, *28. 71. 91*). Der dünnere Teil der Thecae (Thecaestielchen) ist nach unten gerichtet. Vom obern dickern Teil ist er median abgebogen, so daß die beiden Gebilde gegen das Rostellum konvergieren. Die

---

[1]) z. B. Darwin, Die verschiedenen Einrichtungen, durch welche Orchideen von Insekten befruchtet werden. Übersetzung Carus. 1899. p. 215.

Antherenhälften bleiben mit dem Konnektiv auf der ganzen Länge verwachsen bis auf ein kleines Stückchen am unteren Ende der

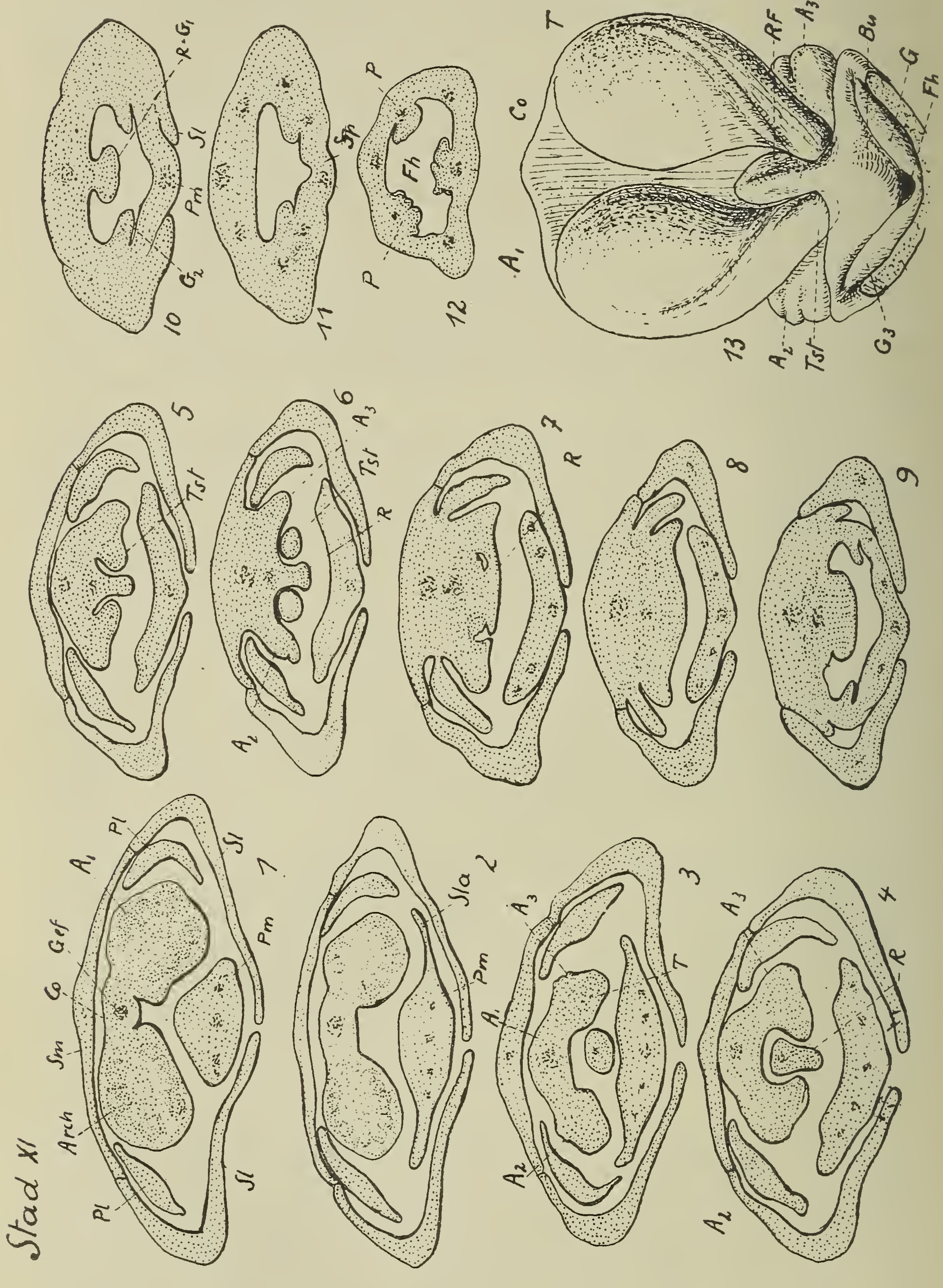

Stad XI
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
A₁
A₂
A₃
Pl
Sl
Gef
Co
Sm
Arch
Pm
Sla
T
R
Tst
R·G₁
G₂
Sp
P
Fh
RF
Bu
G
G₃

Fig. 11. *1—13*) Blütenknospe vom 9. März 1913. Vergr. 25 : 1. *1—12*) aufeinanderfolgende Querschnitte vom Perigon bis zum Fruchtknoten. *13*) Gynostemium von vorn.

Thecaestielchen; es lösen sich diese frei von der Unterlage los (Fig. 9, *3*; Fig. 11, *6*) oder es hat mindestens eine morphologische Differenzierung der Gewebe statt. Begünstigend für dieses Lostrennen ist ein mehr oder weniger starkes Wachstum der Thecae-

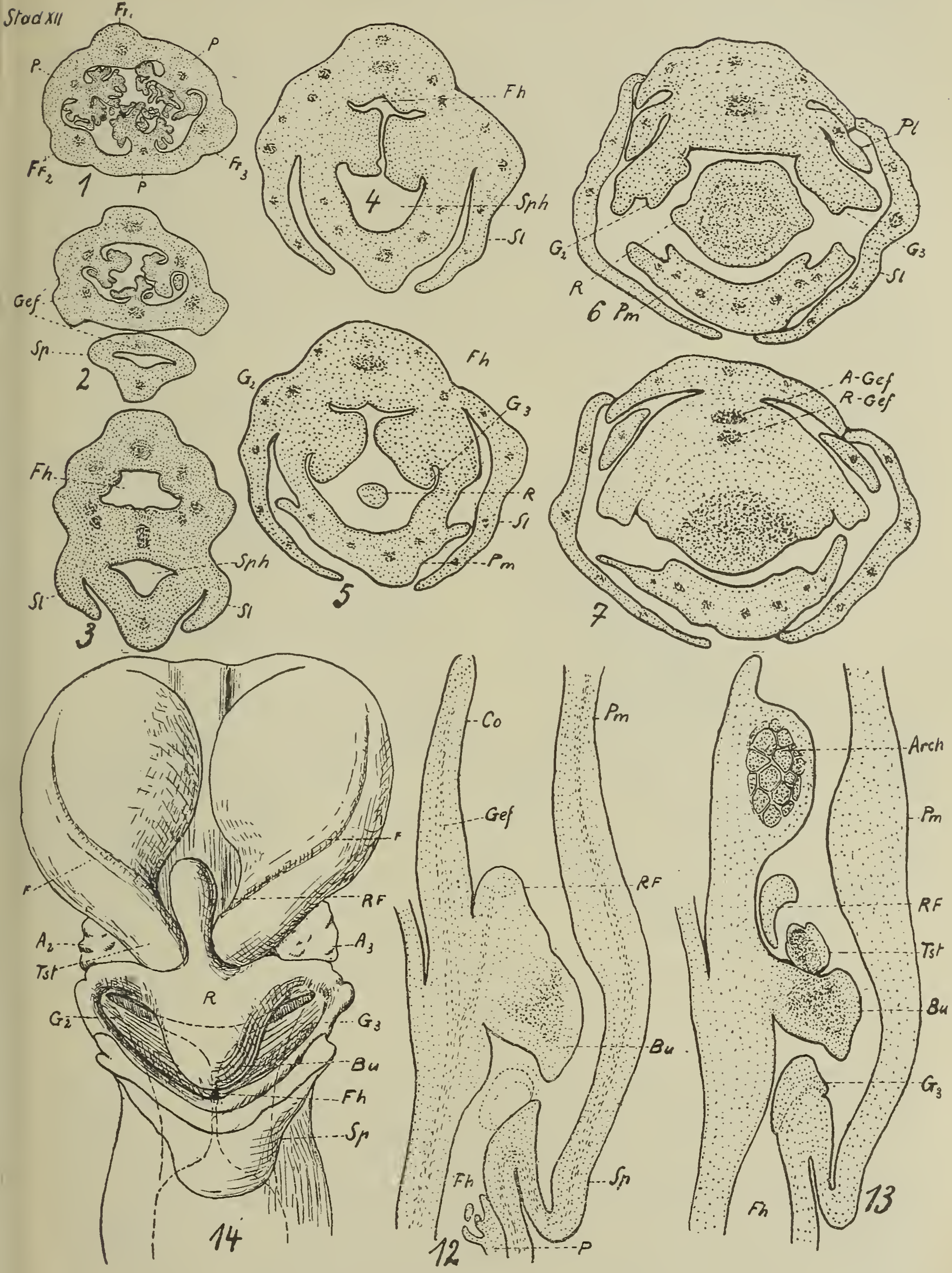

Stad XII
Fr$_1$
P
P
Ff$_2$
1
P
Fr$_3$
Fh
4
Sph
Sl
Pl
G$_2$
G$_3$
R
Sl
6
Pm
Gef
Sp
2
Fh
G$_2$
G$_3$
R
Sl
Pm
5
Fh
Sph
Sl
Sl
3
A-Gef
R-Gef
7
Co
Pm
Gef
F
F
RF
A$_2$
A$_3$
Tst
R
G$_2$
G$_3$
Bu
Fh
Sp
14
RF
Bu
Fh
Sp
P
12
Arch
Pm
RF
Tst
Bu
G$_3$
Fh
13

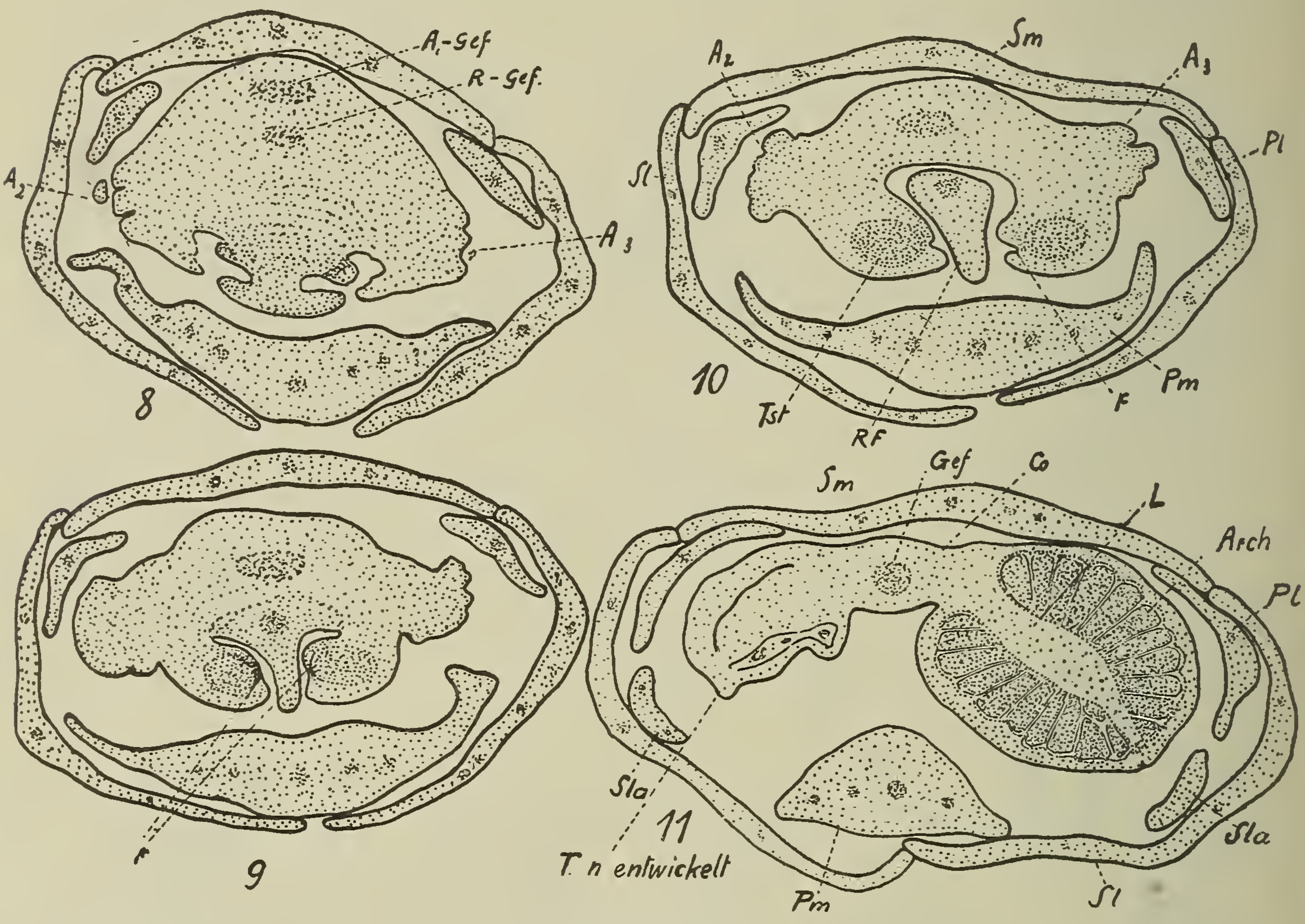
Fig. 12.

Stad. XII. Blütenknospen vom 10. April 1912. Vergr. 20 : 1.

1—11) aufeinanderfolgende Querschnitte von der Mitte des Perigons und der Anthere bis zum Fruchtknoten.
12) Med. Längsschnitt.
13) Parallelschnitt zu *12*, etwas seitlich geführt.
14) Gynostemium von vorn.

stielchen. Das freie Stück Konnektiv bildet in diesem Falle das kurze Filament.

Bei der Abgrenzung der konvergierenden Thecae bleiben seitlich, an der Basis der zungenförmigen Antherenanlage 2 Restkörper zurück: A_2 und A_3 Stadium VIII (Fig. 7, *1*), Stadium X (Fig. 9, *1*). Im Laufe der Entwicklung werden sie etwas hinter die Anthere und das Rostellum gedrängt, zeigen höckeriges Aussehen (Fig. 11, *13*; 12, *14*) und besitzen reichlich Raphideneinlagerungen. In Stadium XI—XII nehmen die Raphidenzellen so stark zu, daß diese Körper im aufgehellten Knospenpräparat (Phenol) förmlich schwarz erscheinen. (Als ähnlicher Ablagerungsort funktionieren die Perigonblätter; die Absetzung ist hier im Stadium V am auffälligsten.) Die ontogenetische Deutung dieser Körper ist in Stad. XI und XII möglich: es sind die Anlagen der Staminodien. Den früher gebrauchten Ausdruck Antherenanlage (*An*) müssen wir demnach insofern korrigieren, daß darunter der Anlagekomplex des fertilen mit den zwei sterilen Staubgefäßen verstanden ist ($An = A_1 + A_2 + A_3$). Was nun die diagrammatische Anordnung der Staminodien betrifft, müssen wir sie wohl demselben Kreise zuweisen, zu dem die fertile Anthere gehört, also zum äußern; denn ihre Anlage erfolgt doch immer seitlich, fast etwas dorsal gerückt, nie aber vor dem Staubblatt.



(Zu Fig. 12.)

Wenn Pfitzer[1]) durch seine entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, an *Orchis Morio* ausgeführt, zum gleichen Resultate gelangt, kann ich auf seine Ausführungen doch nicht eingehen. Nach **Pfitzer** legen sich die Staminodien als selbständige Höcker episepal rechts und links vom Labellum an. Nach seinen Abbildungen (Taf. III, Fig. 17, *20*; Taf. IV, Fig. 11, *c*) soll im Laufe der Entwicklung eine Verlagerung derselben an die fertile Anthere stattfinden. Diese Abweichung im Tribus der Ophrydeen wäre merkwürdig. Blütenknospen von *Orchis Morio*, am 16. Dezember 1913 fixiert, ergaben bei ihrer Untersuchung, daß offensichtlich eine Täuschung **Pfitzers** vorliegt. Schon die Abbildungen **Hofmeisters** und **Wolf's** l. c. bestätigen die einheitliche Anlage der fertilen Antheren mit den Staminodien.

---

[1]) Pfitzer, a. a. O. p. 167.

Merkwürdig wird eben die mediodorsale Lage der Staminodien immer bleiben. Ich frage mich überhaupt, ob der Ort, an dem sich das (wohl durch Raum- und Ernährungsverhältnisse bedingte) rudimentäre Organ anlegt und phylogenetisch entstanden ist, bei der geometrischen Betrachtung solcher Blüten, eine Erörterung zuläßt. Für das Diagramm wird vorerst nur ihre Anwesenheit wesentlich sein. Und wenn wir dann theoretisch ihre geometrische Lage ermitteln wollen, so kann dies nur auf Grund pelorischer Monstrositäten (Atavismen) angebahnt werden, wie **Gérard**[1]) es tat, nicht aber entwicklungsgeschichtlich.

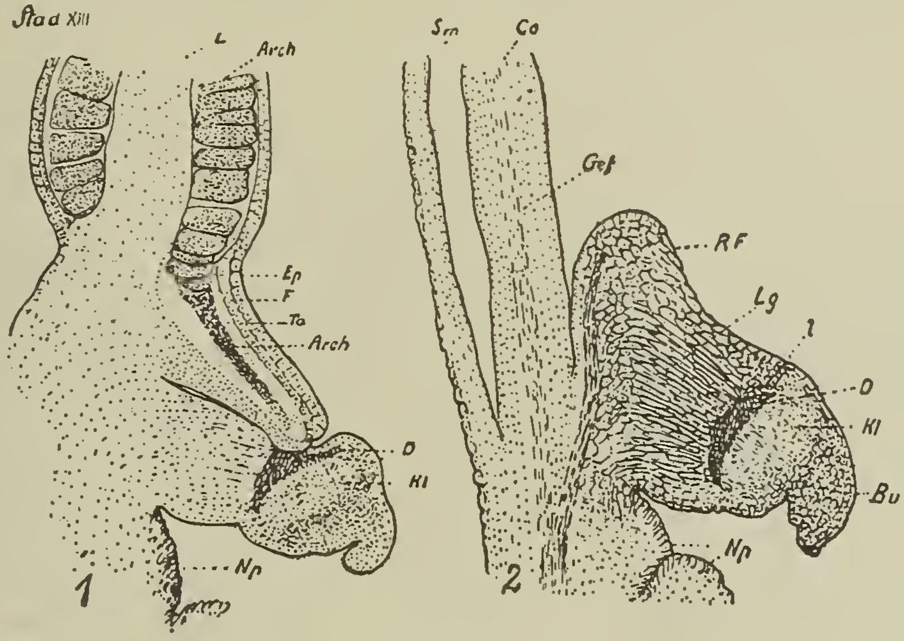


Fig. 13.

Stad. XIII: Blütenknospen vom 26. April 1912. Vergr. 15 : 1.
1) Medianer Längsschnitt durch eine Theca.
2) Medianer Längsschnitt durch das Rostellum.

Rostellum: Im medianen Längsschnitt (Stad. VII, Fig. 6, *33*) bemerken wir seine primäre Anlage als schwache Anschwellung (*R*). Eigentlich ist seine Entstehung schon in Fig. 26 angedeutet. Bracteenähnliches Wachstum dieser Erhöhung bedingt allmählich ein Überschieben über die oberen Teile Fig. 7, *2*. Ausgiebig kann sich dieser Vorgang aber nur in den Medianen gestalten, indem sich zwischen die Antherenfächer ein Fortsatz, der Rostellumfortsatz, vordrängt (Fig. 9, *1*). Das Divergieren der Thecae erlaubt ihm, sich basidienförmig auszubreiten (Fig. 11, *13 RF*). Seitlich wird ein solches Überschieben durch die Anwesenheit der Thecaestielchen gehemmt. Immerhin erfolgt aber auch hier ein schwaches Überwallen und was besonders wichtig ist, ein inniger Kontakt der beiden Organe (Fig. 12, *13*). Eine schwache Stauung des Rostellums findet auch im Gebiete der Staminodien statt (Fig. 9, *1*; Fig. 11, *13*; Fig. 12, *14*). Zum Ausdruck kommen dadurch die seitlichen bandförmigen Gebilde, die vom medianen Narbenlappen (vom Rostellum) zu den lateralen Narbenlappen und der Lippenbasis überleiten (Fig. 9, *1* etc.).

---

[1]) **Gérard**, Sur l'homologie et le diagramme des Orchidées. (Ann. sc. nat. Sér. VI. T. 8.)

Formverändernd für das Rostellum ist ferner das mit Stadium XI eintretende terminale Wachstum seiner Basis. Kinnförmig entwickelt sich letztere in die gleichzeitig entstehende Höhlung des Lippenspornes (Fig. 12, *12. 13. 5. 6*). Dieser untere Teil des Rostellums wird zum Beutelchen.

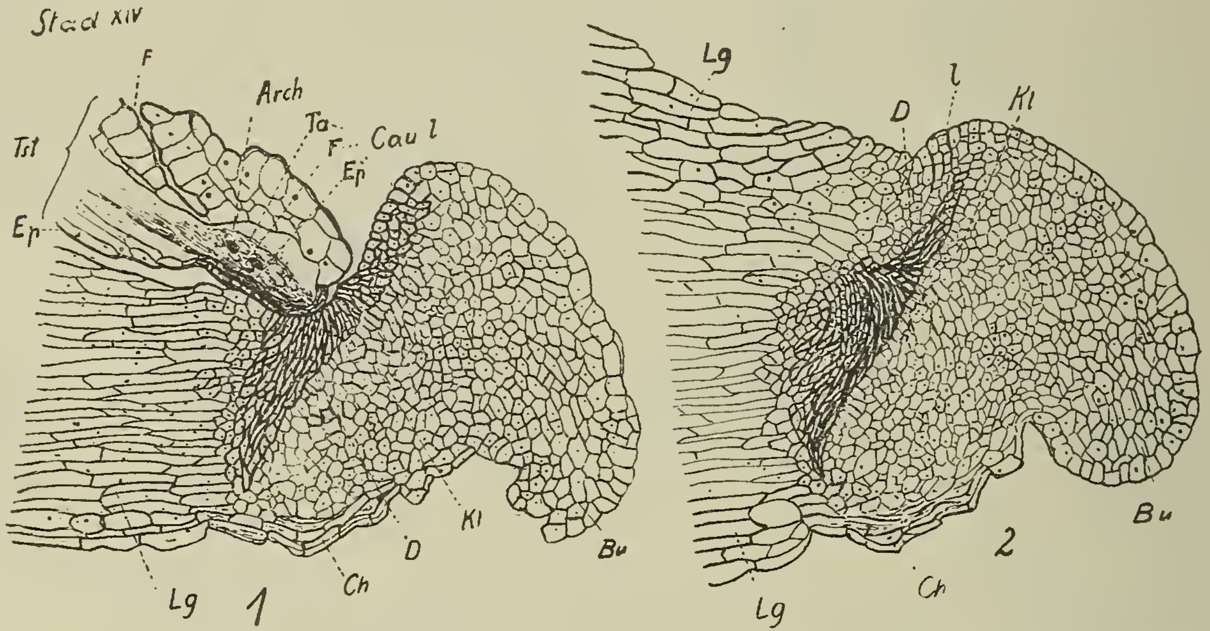


Fig. 14.

Stad. XIV: Blütenknospen vom 4. Mai 1912. Vergr. 35 : 1.
1) Medianer Längsschnitt durch Beutelchen und schief angrenzende Thecastielchen.
2) Medianer Längsschnitt durch das Rostellum.

Im Innern des Beutelchens finden in der Folge zweierlei Vorgänge statt: eine Gewebeumbildung und eine Gewebedesorganisation; es erfolgt die Ausbildung der Klebdrüse. Die Gewebeumbildung lokalisiert sich auf eine scheibenförmige Gewebepartie (*D*, Fig. 13, *1*). Sie besteht in hyaliner Verdickung der Zellmembranen, die intensiv Hämotoxylin speichern, im Ehrlich-Biondi'schen Farbengemisch sich grün färben, also basisch reagieren. Mit Jod und Schwefelsäure behandelt, tritt Zellulose-Reaktion ein. Um eine Zelluloseverschleimung scheint es sich jedoch nicht zu handeln, denn sie färben sich stark mit Rutheniumrot. Die Lage der Scheibe ist senkrecht zur Längsachse des Rostellums (Fig. 13, *1*, *2*). Deckelförmig sitzt sie im oberen Teil des Beutelchens, direkt unter den nun etwas nach vorn gezogenen Thecaestielchen Fig. 13, *1*, ein Längsschnitt in Richtung der Längsachse einer Theca bringt dieses zur Darstellung. Die Bildungszone der Scheibe ist, wie oben angedeutet, subepidermal; die randliche Begrenzung beträgt 3—4 Zellschichten. An den Stellen aber, wo die Thecaestielchen mit dem Rostellumgewebe in Kontakt kommen, hat die Gewebeumbildung auch an der Oberfläche statt. Die betreffenden Epidermal- und Subepidermal-Zellen erleiden zudem Gestaltveränderung; sie strecken sich senkrecht zur Oberfläche und strahlen basal divergierend in die Scheibe aus (Fig. 13, *1*). Es besitzt die Scheibe hier zwei schwache Höcker. Aber auch die nächstliegenden Epidermiszellen um die Berührungsstelle, also die Zellen in der Überwallungsfurche unterliegen der charakteristischen Umbildung. Stadium XIV (Fig. 14, *1*). Die so vervollständigte Scheibe tritt nun mit einer schmalen transversalen Zone breit zu Tage, mit Ausnahme der Stellen, wo sie sich unter dem Hals des Rostellumfortsatzes hindurchzieht (Fig. 14, *2*) und beiderseits mit den Basen der Thecae tangiert (Fig. 14, *1*). Der Transversalschnitt der Scheibe ist schwach gewölbt (Fig. 15, *2*).

Der Gewebedesorganisation unterliegt der halb ellipsoidische Komplex (*Kl*), der unten an die Scheibe grenzt. Die Organbezeichnung Beutelchen erhält jetzt ihre Begründung, indem die Scheibe und dieser verschleimende Komplex den Inhalt desselben darstellen. Die Desorganisation macht sich schon im Stadium XII bemerkbar. Sie beginnt mit dem Verschleimen des Zellinhaltes, mit der Auflösung der Zellmembranen und endigt in der Bildung einer klebrigen, fast strukturlosen Masse. In Reaktion mit Jod und Schwefelsäure erweist sich diese Klebmasse durch ihre gelbbraune Färbung als Schleim. Noch vor der Blütezeit ist die Verschleimung des Bursicula-Kernes beendigt. Das Schleimklümpchen breitet sich flach an der Grundfläche der Scheibe aus (Fig. 15, *1*). Es kommt zu einem Loslösen der Masse von der Beutelchenwand (Fig. 15, *1. 2*). Klebmasse und Klebscheibe bilden zusammen die Klebdrüse[1]) des Pollinariums. Der Übergang beider ist vermittelt; die Membranen der begrenzenden Scheibenzellen ragen in die Klebmasse und lösen sich hier auf.

Während dieser stofflichen Umsetzungen des Beutelcheninhaltes haben die Zellen seiner hinteren Wand im Bereiche der Klebmasse bemerkenswerte strukturelle Ausbildung erhalten. Die 3 – 4 daselbst wandbildenden Zellschichten bestehen aus parallel zur Oberfläche stabförmig gestreckten Zellen (Fig. 14, *1. 2*, 15, *1. 2*). Die zuweilen auftretenden Stauungen verursachen die oft unregelmäßige Umrißlinie. Diese bisweilen etwas viszinös aufgelösten Zellen bilden so ein elastisches Ligament, nach dessen zu erörternden Funktion wir es als Scharnier (*Ch*) bezeichnen.

Auf der dem Scharnier opponierten Seite beobachten wir in den medianen Längsschnitten (Fig. 13, *2*; Fig. 14, *2*) an der mit „*l*“ bezeichneten Stelle eine deutlich sich präformierende Rißlinie; eine vorgebildete Trennungslinie zwischen Bursicula und Rostellumfortsatz.

---

[1]) Klebdrüse in der Blütenbiologie, auch Klebmasse genannt, also im weiteren Sinne aufgefaßt.

Von Interesse ist der anatomische Bau des Rostellumfortsatzes. In medianen Längsschnitten noch junger Stadien (Fig. 9, *2*) ist schon die Anlage eines dorsalen starken Gefäßbündels zu bemerken. Es zweigt von dem der Anthere ab und zieht sich bis in die Spitze des Rostellumfortsatzes (Fig. 13, *2*). Von diesem Gefäßbündel leiten bogig abtreibende Parenchymzellen zu langgestreckten Gewebeelementen (*Lg*) über, die konvergierend nach der Klebscheibe (*D*) strahlen. Die physiologische Deutung dieser allmählich entstehenden Struktur geht auf die eines wohlausgebildeten Leitungsgewebes, bedingt durch die Steigerung des Stoffwechels in den Geweben des sich differenzierenden Beutelchens. Die große ökologische Bedeutung, die dem bis jetzt immer etwas dubiosen Gebilde, dem Rostellumfortsatz, während der Anthese zukommt, wollen wir im nächsten Abschnitt zu begründen versuchen.

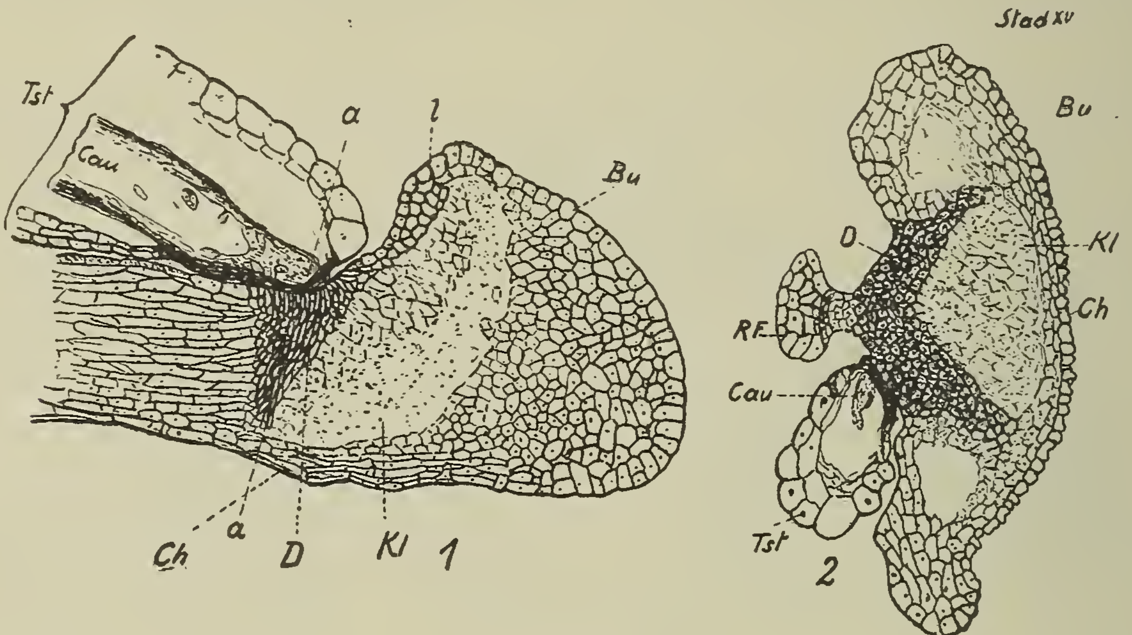


Fig. 15.

Stad. XV: Blütenknospen vom 15. Mai 1912. Vergr. 30 : 1.
1) Medianer Längsschnitt durch die Basis des Thecastielchens und des Beutelchens.
2) Querschnitt durch das Rostellum nach *a*—*a*.

Parallel mit der Differenzierung des Rostellums geht die Weiterentwicklung der fertilen Anthere vor sich. Während die beschriebene äußere Form der letzteren gewahrt wird und nur in einer dem allgemeinen Wachstum der Organe entsprechenden Vergrößerung besteht, finden im Innern die für das Staubblatt charakteristischen Vorgänge statt. Wie im zweiten Kapitel des Näheren auszuführen ist, bildet sich das Antherengewebe aus in das sporogene Gewebe, in die Wandschichten und in die Epidermis. Von innen nach außen folgen sich auf das Archespor: das Tapetum, die zu verdrängende Schicht, die Faserschicht und die Epidermis. Jede Theca-Hälfte ist gesondertes Bildungszentrum. Die Trennung der Hälften erfolgt durch eine Lamelle sterilen Gewebes (Fig. 12, *11*). Vorn schließt die Lamelle an die Epidermis an. Letztere zeigt gerade an dieser Stelle eine sich präformierende Rißfurche (*r*), die schon in ganz jungen Antheren als eine schraubenförmige Linie gekennzeichnet ist (Fig. 9, *1*; Fig. 11, *13*; Fig. 12, *14*). Es ist dies die Anlage der bekannten Dehiszenzlinie der Antherenfächer In Stadium XII besteht die Präformierung bereits als tiefeinschneidende Furche (Fig. 12, *9. 10. 11*).

Im sporogenen Gewebe macht sich wie bei andern Ophrydeen frühzeitig die Sonderung in fächerförmig angeordneten Portionen geltend; die Anlage der Massulae.

Wie im Allgemeinen erfolgt auch hier mit der Heranbildung des Pollens die Resorption des Tapetums. Seine nicht aufgenommenen Bestandteile gehen in die viszinöse Substanz über, die die Massulae unter sich zur Pollenmasse zusammenhalten. Reichlich macht sich die Tapetumresorption an der Mittellamelle geltend. Die Auflösung ist so stark, daß der vordere Rand der Lamelle, mit der sie der Dehiszenzlinie folgt, ganz verschwindet. Das entstehende Viszin heftet die Pollenmassen beider Theca-Hälften zusammen.

Wie vorauszusehen ist, gestalten sich die Gewebedifferenzierungen in den Thecaestielchen gleich wie im Hauptteil der Theca. Zu beachten aber ist, daß sich an seiner Bildung nur die äußere Hälfte der Theca beteiligt. Das sporogene Gewebe der äußern Hälfte besitzt also zum Unterschiede der innern eine spornartige Verlängerung. Über den untern Teil dieses Sporns stülpt sich dann handschuhförmig das Tapetum, die Wandschichten und die Epidermis. Bei der Pollenentwicklung in den Stielchen benötigt das spärlich vorhandene generative Gewebe nicht die gänzliche Resorption des Tapetums. Es bleibt ein Hohlzylinder von Tapetum zurück, in dem zerstreut Tetraden liegen. Die Desorganisation des Tapetumgewebes vollzieht sich aber dennoch im gleichen Sinne wie oben: Bildung von Viszin. Nur gestaltet sich der Vorgang weit üppiger: das Tapetum des Thecaestielchens liefert eine einheitliche viszinöse Membran in Form eines Schlauches, als den wir die Caudicula erkennen.

Nach oben erweitert sich die Caudicula trompetenförmig und löst sich netzförmig in die Viszinfäden der Pollenmasse auf. Seitenständig legt sich die viszinöse Basis der Innenhälfte der Pollenmasse an.

Von den umhüllenden Zellschichten, Epidermis und Wandschichten löst sich der Tapetumzylinder im Laufe seiner Desorganisation los. Eine bemerkenswerte Ausnahme macht eine kleine dorsale Zone am freien Thecaestielchen-Ende (Fig. 15, *1. 2*). Zu dieser Zone gehört auch die Stelle, wo das Thecastielchen dem Narbengewebe (speziell der Klebscheibe) aufliegt (Fig. 15, *1. 2*). Die Ursache dieser dauernden Verbindung liegt wohl in der stofflichen Veränderung dieser Gewebepartie; sie zeigt dieselbe Gewebeumbildung wie die Klebscheibe; ihre Zellmembranen verdicken sich hyalin, speichern intensiver Hämotoxylin und geben mit Jod und Schwefelsäure die Zellulosereaktion.

Es hat sich also auf der hintern Wand der Epidermalhüllen des Thecastielchens ein fensterartiger Ausbruch differenziert, der sich auf Sohle und Ferse des Caudicula-Fußes legt. Die Membran der Caudicula ist an dieser Stelle demnach durch die Epidermis und die zwei Wandschichten verstärkt (Fig. 14, *1*; Fig. 15, *1*).

Die Vorgänge in den Thecaestielchen verlaufen synchron mit den beschriebenen im Beutelchen. Es wird damit erklärlich, daß die stofflich gleich veränderten, aneinander gepreßten Organe Klebscheibe und Verstärkung der Caudiculabasis miteinander verschmelzen[1]). Es tritt also zwischen dem Antherengewebe und dem Fruchtblattgewebe eine sekundäre organische Verbindung auf. Damit ist die Entwicklung des Pollinariums abgeschlossen. Es besteht eine kontinuierliche Verbindung zwischen Klebmasse und Pollenmasse, deren Provenienz mit den Angaben Wolfs übereinstimmt.

In der Entwicklung soweit vorgeschritten, entsteigt der Blattrosette in raschem Wachstum der Blütenstand (Anfang Mai). Die kolbenförmige Blütentraube wird allmählich lockerer, die Blütenhelme der untersten Blüten werden gesprengt und mit der Resupination erfolgt das Entrollen der Lippenzunge. Mit der Drehung der Zunge um die eigene Achse endlich tritt die Knospe in das Blütenstadium ein.

C. Anhang: Ökologische Beiträge.

1. Die Bewegung der Pollinarien.

Es ist eine bekannte Erscheinung, daß bei der Bestäubung der meisten einheimischen Orchideen die Klebdrüse und damit das Pollinarium dem besuchenden Insekt an den Kopf geheftet wird. Die Pollenmassen neigen sich dann vornüber, so daß sie beim Besuch einer andern Blüte direkt auf die Narbe stoßen. So auch bei *Himantoglossum*[2]).

Wenn Maeterlinck[3]) seiner Theorie zuliebe die Bewegung der Pollinarien nicht beobachtet hat, so ändert das an den Tatsachen, wie sie uns Darwin in seinen vorzüglichen Untersuchungen[4]) bietet, nichts. Günther Schmid[5]) hat denn auf den Irrtum Maeterlinks bereits schon aufmerksam gemacht.

Die Form des herausgenommenen Pollinariums entspricht der Lage in der Anthere. Die Caudiculae stehen senkrecht auf der

---

[1]) Daß die Verbindung zustande kommt, ohne daß die entsprechenden Zellen in Klebstoff verwandelt werden, wie Wolf meint, a. a. O. p. 271, hat Pfitzer erwähnt, a. a. O. p. 169.

[2]) Der Bestäuber von *Himantoglossum* ist *Adrena pilipes* F. (= *A. carbonaria*). Nach vergeblichem Suchen während drei Blütezeiten fand ich im Sommer 1913 diese schwarze „Biene", in einem Blütenstand rastend, am Kopf die gelblich-grünen Pollinarien von *Himantoglossum*. Die Bestimmung des Insektes verdanke ich Prof. Dr. Standfuß. Günther Schmid, Zur Ökologie der Blüte von *Himantoglossum* (Ber. d. D. Botan. Gesellsch. Bd. XXX. H. 8) hat schon 1912 mit einiger Sicherheit dieses Insekt als Bestäuber angegeben, unter dem von Knuth, Handb. d. Blütenbiol., übernommenen falschen Namen *Athrena pilipes*.

[3]) Maeterlinck, Die Intelligenz der Blumen. Jena 1907.

[4]) Über die Einrichtungen, durch welche Orchideen durch Insekten bestäubt werden. Übersetzung von Carus. Stuttgart 1899.

[5]) Günther Schmid, a. a. O.

Haftfläche der Klebdrüse (Fig. 4, *2*, punktiert). Von vorn gesehen (Fig. 4, *1*) divergieren sie unter einem Winkel von ca. 60 Grad.

In ein bis drei Minuten nach Entnahme (bei älteren Blüten früher als bei frisch aufgeblühten) treten die Pollenmassen in Bewegung.

Die Bewegung erfolgt in zwei Richtungen des Raumes. Zum ersten findet ein Umbiegen (in natürlicher Stellung ein Senken) nach hinten statt (am Insektenkopf vornüber), die bis zur Parallelstellung der Caudiculae mit der Haftfläche der Klebdrüse andauert (Fig. 4, *2*), also eine Drehung um nahezu 90 Grad. Synchron erfolgt in zweiter Bewegungsrichtung das Schließen der Pollinarien bis zur gegenseitigen Berührung (Fig. 4, *1*, punktiert). In Schema Fig. 4, *3* ist die Bewegung perspektivisch dargestellt.

Die Klebdrüse erstarrt indessen zur harten, glasigen Substanz.

Der Drehpunkt dieser vektorialen Bewegung ist die Basis der Caudiculae; aber nicht, daß sie sich in der halberstarrten Klebmasse dreht. Die Basis selbst hat sich deutlich gebogen (Fig. 4, *2*).

Welches ist nun die motorische Kraft dieser Bewegung?

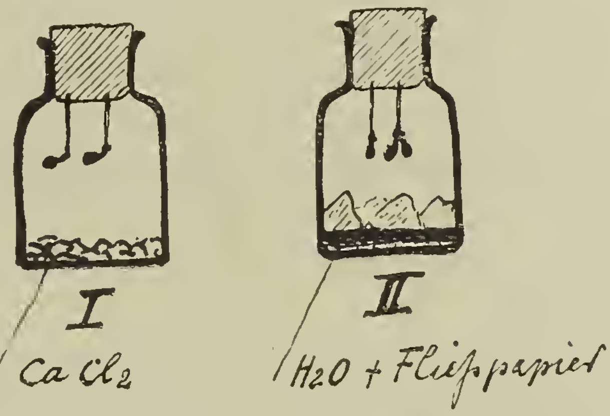


Fig. 15a (siehe den Text).

Daß der Antrieb durch die Schwerkraft erfolge, muß aufgegeben werden: Die Bewegung ist zwangsläufig und erfolgt in jeder Lage des Raumes.

Aufklärend über den Bewegungsantrieb ist folgendes Experiment: Von zwei Fläschchen mit Korkpropfen wird das I. mit etwas Calciumchlorid beschickt, das II. mit wenig Wasser und zur Vergrößerung der verdunstenden Oberfläche mit einigen Fließpapierschnitzeln versetzt. In die Bodenfläche des Korkes werden kleine zugespitzte Holzstäbchen gesteckt, die an ihren freien Enden ein aufgeklebtes Pollinarium tragen. Die Stäbchen für Gefäß II (H_2O) werden vor Beginn des Versuches mit Wasser durchtränkt.

Es zeigte sich nun (Fig. 15a):

1) In der trockenen Luft des Chlorcalciumgefäßes I ist die Bewegung nach spätestens zwei Minuten bei allen eingesetzten Pollinarien beendigt.

2) Im II. Gefäß mit der Wasserdampf gesättigten Atmosphäre findet keine Bewegung statt.

3) Taucht man das Pollinarium nach ausgeführter Bewegung in H_2O oder führt ihm längs des Stäbchens Feuchtigkeit zu, so erweist sich die Bewegung als reversibel. Die Pollinarien gehen

in ihre ursprüngliche Lage zurück. Wieder ins Chlorcalciumgefäß verfügt, tritt abermals die normale Bewegung ein.

Die Versuche zeigen eindeutig, daß der Antrieb zur Bewegung auf Verdunstungsvorgängen beruht.

Darwin erklärt die Bewegung mit der Formveränderung der Scheibe (= Klebdrüse): Die Vorderseite der Scheibe ziehe sich zusammen oder senke sich nieder, wodurch das Vorderteil vom Hinterteil durch eine plötzliche Stufe getrennt wird.

Diese Angabe ist etwas unklar. Pollinarien, die ich frei herauspräparierte, auf den Objektträger klebte, beobachtete ich während der Bewegung unter dem Binocular-Mikroskop, ohne die geringste Formänderung der Klebmasse feststellen zu können. Fig. 4, *4* zeigt die Klebdrüse vor der Bewegung, Fig. 4, *5* nach der Bewegung. (Caudiculae über der Basis beidemal weggeschnitten, Fig. 4, *5* in Zeichnung um 90 Grad gedreht.) Die Einsenkungen, von denen Darwin schreibt, können nur die in der Morphologie erwähnten Vertiefungen vor den Caudiculae-Insertionen sein. Aus den Figuren der Blütenentwicklung ist zu sehen, daß diese Löcher als Eindrücke der Thecastielchen vorgebildet sind (Fig. 15, *1*).

Die Unhaltbarkeit der Darwinschen Erklärung wird ferner durch folgenden Versuch gegeben:

Bevor die Bewegung einsetzte, schnitt ich (das Pollinarium auf einem Objektträger befestigt) die Klebmasse dicht vor und hinter den Caudiculae weg (Fig. 4, 6). Die Bewegung erfolgte aber mit derselben Eleganz und endigte mit demselben Effekt wie im normalen Zustand.

Die bewegende Zone muß also anderswo gesucht werden und physiologisch-anatomisch faßbar sein. Nach dem Studium der Blütenentwicklung fällt uns dies nicht schwer. Erinnern wir uns noch an die medio-dorsale Verstärkung der Caudiculabasis: Behandeln wir das reife Pollinarum mit Kalilauge, so werden diese Schildchen sichtbar; sie erinnern in ihrer Form an die Ligula mancher Grasblätter. (Fig. 4, *7*: Caudiculae mit Klebmasse von hinten.)

Die stoffliche Verschiedenheit dieser Zone (s. S. 245) macht wahrscheinlich, daß hier größere Verdunstungsmöglichkeit vorhanden ist, als anderswo in der Caudicula. (Schon Wolf macht Angaben[1]) über die außerordentliche Resistenz des Viszins in seinen physikalischen Eigenschaften, was eben nur einer äußerst geringen Verdunstung zuzuschreiben ist.) Die Konsequenz davon ist: stärkeres Schrumpfen dieser Partie, wodurch eine Lokomotion der Pollenmassen nach hinten stattfindet.

2. Der Rostellumfortsatz.

Nachdem wir die Pollinarienbewegung, dieses Juwel blütenbiologischer Einrichtung als eine Transpirationserscheinung erkannt haben, entsteht die Frage: Wie hindert die Pflanze die Auslösung des Vorganges in der Zeit, während welcher sie des Bestäubers harrt?

---

[1]) Wolf, Th., a. a. O. an Herbarium-Material festgestellt.

Es ist einleuchtend, daß sowohl durch die Bursicula als auch durch die Antherenfächer die Verdunstung bedeutend verringert wird. Möglich aber ist sie durch die Dehiszenzlinie der Anthere wie durch die Rißlinie zwischen Beutelchen und Rostellumfortsatz; und wäre groß genug eine funktionelle Störung hervorzurufen. Nicht nur dies, auch das Auftreten von Orchideen mit fast nackter Klebdrüse (z. B. *Gymnadenia*) beweist, daß außer Transpirationsschutz noch ein anderer wichtiger Faktor vorhanden sein muß. Und dieser kann natürlich nur in genügender Wasserversorgung der betreffenden Organe bestehen. Die Wasserversorgung erfordert ein vorzügliches Leitungssystem, das nun in vorteilhafter Weise vom Rostellumfortsatz übernommen wird. Der anatomische Bau ist uns aus Vorhergehendem (S. 244) bekannt. Von der ganzen Länge des dorsalen Gefäßstranges nehmen langgestreckte Gewebeelemente ihren Ursprung und konvergieren gegen die Klebmasse. In dieser Richtung von hinten nach vorn, besitzt der Rostellumfortsatz Trichterform. Die Querschnitte durch die Leitungsbahn werden vom Gefäßbündel bis zur Klebmasse stetig verjüngt; die Geschwindigkeit des Leitungsstromes aber wird dadurch vergrößert und auf die Klebmasse, Klebscheibe und Caudiculabasis konzentriert (Fig. 13, *2*). Die Organe sind so feucht genug gehalten, um nicht in Funktion zu treten.

Diese Auslegung anatomischer Tatsachen erklärt uns in befriedigender Weise sowohl die Form, wie die ökologische Bedeutung des Rostellumfortsatzes. Seine Form ist ein vorzügliches Argument physiologisch bedingter Morphologie. Das physiologische Moment ist in diesem Falle die Leitung.

Experimentell wird die physiologische Bedeutung des Rostellumfortsatzes in folgenden Versuchen bestätigt:

1. An frischem Blütenmaterial wurde mit einer Nadel das Beutelchen zurückgestülpt und weggelöst, ohne die Klebdrüse zu berühren oder in ihrer Lage zu stören.

2. Bei andern Blüten wurde mit einer Lanzettnadel der Rostellumfortsatz sorgfältig herausgestochen, ohne die angrenzenden Organe zu beschädigen.

Nach einer Stunde kontrolliert zeigten alle, im Sinne von 1 veränderten Blüten unveränderte Pollinarien. Bei den Blüten mit amputiertem Rostellum (2) war die Pollinarienbewegung eingetreten; die Klebdrüsen der festgehaltenen Pollinien hatten sich im Beutelchen in medianer Richtung um 90 Grad gedreht.

3. Das Beutelchen.

Bei der Bestäubung wird das Beutelchen durch den Kopf des Insektes nach hinten gedrückt. Hört der Druck auf, so springt es in seine alte Lage zurück; ein Vorgang, der auf das automatisch wirkende Charnier zurückzuführen ist (S. 243) und beim Nichtanhaften der Klebdrüse von ökologischer Bedeutung ist (Transpirationsschutz).

Noch vorher hat sich das Beutelchen ohne Mitwirken des Insektes vom Rostellumfortsatz losgelöst. Aus der Blütenentwicklung ist bekannt, daß die entsprechende Rißlinie „*l*" frühzeitig vorgebildet ist (S. 243). Wenn Darwin auf Grund seiner Experimente das Reißen als eine vitale Erscheinung auffaßt, kann ihm nicht bestimmt widersprochen werden. Zu gleichem Recht aber besteht: daß die geringste Gewebespannung den Vorgang mechanisch zu bewirken vermag. Selbst die von Darwin[1]) angewandten Narkotika können eine auslösende Turgorveränderung bedingen.

II. Kapitel.

Cytologie.

A. Die Entwicklung des Pollens.

Die Ausbildung des Antherengewebes erfolgt nach dem allgemeinen Typus. Aus der ersten subepidermalen Zellschicht (Periblem) (*b* Fig. 16, *1*) entstehen durch tangentiale Teilung die vier Schichten: Faserschicht (*F*), später zu verdrängende Schicht (*V*), Tapetum (*T*) und die Archesporschicht (*Sp*). Fig. 16, *1* stellt ein Eckstück aus dem Querschnitt einer jungen Anthere dar, bei der das Periblem in Teilung ist. In der Abbildung 16, *2* (der untersten Blüte eines Standes vom 15. September entnommen) ist in einzelnen Periblemzellen die Teilung schon bis zur Archesporbildung vorgeschritten. Während dieser Tangentialteilung treten die erstgebildeten äußersten Schichten in Radial- oder Querteilung, sie vergrößern, der innern Volumzunahme entsprechend, die Oberfläche des Organs. Das erste vollständige Entwicklungsprodukt einer Periblemzelle ist eine pyramidale Zellgruppe, bestehend aus: zwei Faserschichtzellen an der Basis, zwei zu verdrängende Zellen, eine Tapetumzelle und zentral als Gipfel eine Archesporzelle (Fig. 16, *2*). Nicht beteiligt an diesen Vorgängen ist die mediane Zone der Anthere im Bereiche des entstehenden Konnektivs; steril bleiben auch die durch die transversale Lamelle (*L*) begriffenen Schichtzellen. Die Ausbildung der Archesporschicht wird also wie gewöhnlich auf die vier den zukünftigen Staubfächern entsprechenden Stellen beschränkt.

Die Unterscheidung der Zellen und Zellschichten ist noch rein topographisch; morphologische Verschiedenheiten sind noch keine zu bemerken.

Kurze Zeit nach der Ausbildung der Archesporschicht, treten ihre Zellen in lebhafte Teilung. Die Deszendenten jeder Zelle bewahren immer einen sichtlichen Zusammenhang, sie bilden keilförmige Komplexe und begrenzen die Oberfläche mit etwas stärkeren Membranen (Fig. 16, *3*). Aus den darauffolgenden Stadien (z. B. Fig. 16, *4*. *5*) wird klar, daß aus jeder dieser Zellgruppen eine Massula hervorgeht. Was Wolf und Hofmeister schon bei andern Ophrydeen ausgeführt haben, gilt also auch für *Himantoglossum*: Jede Archesporzelle bildet als Urmutterzelle des Pollens den Ursprung einer Massula. Wieso nun Engler[1]) dazu kommt, in diesem Vorgang einen „vollständigen Widerspruch" zur Auffassung der Urmutterzellschichten von Warming[2]) zu sehen, ist mir nicht klar. Anderseits aber zeigt sich, daß die Anzahl der Massulae, auf dem Querschnitt durch eine reife Anthere gezählt, mit der Zahl der sich entwickelnden Periblemzellen, im entsprechenden Schnitt durch ein junges Staubblatt, übereinstimmt: im Querschnitt einer Antherenhälfte sind es deren 14—20.

---

[1]) Darwin, a. O.

Noch vor Eintritt des Winters vollzieht sich die Ausbildung des sporogenen Gewebes in Pollenmutterzellen. Schon am 27. Oktober fand ich in den untersten Blüten eines kräftigen Standes entsprechende Teilungen nur noch spärlich (Fig. 16, *4*). In den Zellen der Wandschichten treten ausschließlich Quer- und Radialteilungen ein. Im Tapetum sind in dem Zeitpunkt nicht selten beliebig gerichtete Kernteilungsfiguren zu beobachten, was zur Bildung mehrkerniger Tapetumzellen führt. Immerhin bleibt die einkernige Tapete überwiegend bestehen.

Die weitere Entwicklung des sporogenen Gewebes besteht in allgemeiner Größenzunahme ihrer Elemente (Fig. 16, *5*). Das Cytoplasma ist, besonders sterilen Zellen gegenüber, reichlicher, feinkörnig und dicht. Das Chromatin der großen Zellkerne hat sich vermehrt. Die Nukleolen, meist zwei in jedem Kern, haben sich gleichfalls vergrößert.

Die damit in Zusammenhang stehende Resorption des Tapetums macht sich gegen den Frühling, bei vorgeschrittenen Blüten schon im Herbst geltend. Tinktionell ist dieses Gewebe gekennzeichnet durch die starke Speicherung von Hämotoxylin und die Grünfärbung der Zellkerne im Ehrlich-Biondischen Farbengemisch.

Während des Monats März beendigen die Pollenmutterzellen als solche ihre Wachstumperiode (Fig. 16, *5*). In den Zellkernen tritt das anfänglich gleichmäßig verteilte Chromatin in mehr oder weniger linearen Fetzen auf (Fig. 17, *1*). In den Kernen vorgeschrittener Massulae legen sie sich an die Wand der Kernhöhle, die sich nun stark erweitert hat (Fig. 17, *2*. Der Nukleolus wird zentral gehalten und steht mit dem Chromatin in Verbindung. Damit beginnen die Vorbereitungen zur heterotypischen Teilung der Pollenmutterzelle. Der Chromatinbelag wird dünner (Fig. 17, *3*), reißt an einer Stelle durch und zieht sich zu dem für das Synapsisstadium charakteristischen Klumpen zusammen (Fig. 17, *4*). Seine anfänglich massige, aber nicht homogene Struktur nimmt allmählich die eines Knäuels an. Das Synapsisstadium scheint, nach der

---

[1]) Engler, A., Beiträge zur Kenntnis der Antherenbildung der Metaspermen. (Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. Bd. XX. 1876. p. 291.)

[2]) Warming, Untersuchungen über pollenbildende Phyllome und Kaulome. (Hanstein, bot. Abhandl. Bonn 1873.)

Häufigkeit ihres Auftretens zu schließen, längere Zeit anzudauern. So fand ich an einem Blütenstand vom 23. März die Kerne des sporogenen Gewebes bei fast einem Drittel der Blüten in diesem Zustande. In den darauf folgenden Stadien beginnt der Knäuel sich zu lockern. Von ihm aus gehen feine Chromatinfäden, die mit ihren Enden oder Schlingen an der freien Wand der Kern-

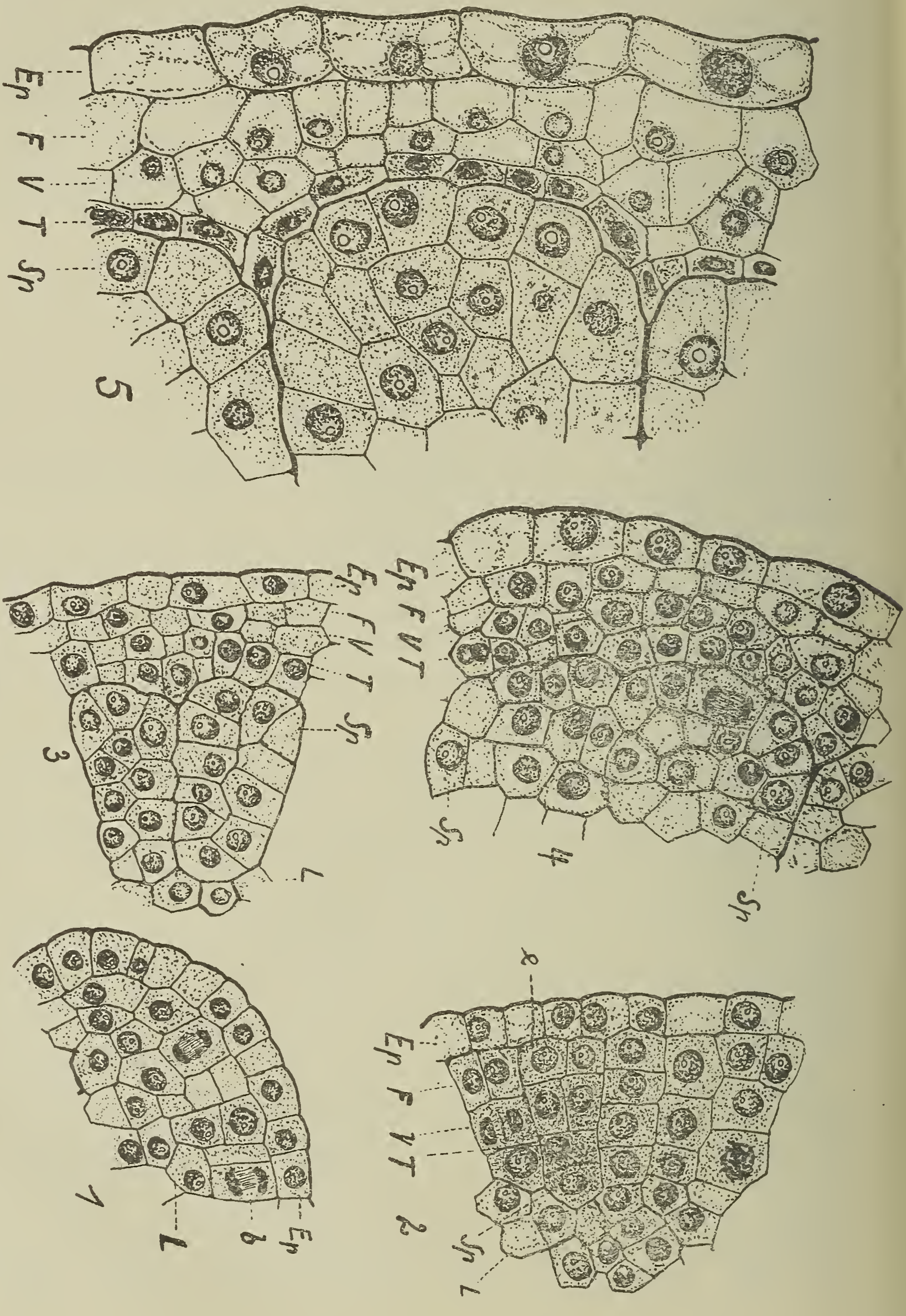


Fig. 16.

1) Eckstück aus dem Querschnitt der Anthere einer jungen Blüte eines Blütenstandes vom 15. September 1912. Die subepidermale Schicht (*b*) in Teilung. Vergr. 500 : 1.

2) Dasselbe aus einer älteren Blüte desselben Standes. Ausbildung der Zellschichten aus dem Periblem. Vergr. 500 : 1.

3) Stück eines Querschnittes der Anthere aus einer Blüte vom 27. Oktober 1912. Vergr. 500 : 1.

4) Dasselbe aus einer unteren Blüte vom 27. Oktober 1912. Vergr. 500 : 1.

5) Randstück aus dem Längsschnitt einer Anthere vom 23. März 1913. Vergr. 500 : 1.

höhle haften. Dieser häufig zu beobachtende postsynaptische Zustand läßt vermuten, daß die nun folgende Abwicklung des Knäuels durch eine rotierende Verschiebung des Chromatins dem Cytoplasma gegenüber hervorgebracht werde (Fig. 17, *10*). Wenn ich hier dem Chromatin das Cytoplasma und nicht vorsichtiger die Kernhöhlenwand gegenüberstelle, so tue ich es in der Überzeugung, daß in diesem Zustand eine Kernmembran nicht existiert, daß die Abgrenzung der Kernhöhle durch das Cytoplasma erfolgt.

In dem nunmehr aufgelockerten Knäuel (Fig. 17, *6*) wird deutlich, daß er sich aus mehreren Fadenstücken zusammensetzt. Die Fäden sind noch etwas dünner geworden. Rosenberg[1]) gibt ihre Struktur bei *Listera ovata* als perlschnurförmig an. Bei *Himantoglossum* tritt gleichfalls eine gewisse ungleichmäßige Färbbarkeit des Fadens auf, aber nicht in dieser regelmäßigen Weise. Besonders schön zu beobachten ist in diesem Stadium (Fig. 17, *7*) das zu zweien parallele Verlaufen von Fadenstücken. Die Ansicht der deutlich abgegrenzten Schleife „*s*" macht es wahrscheinlich, daß es sich dabei immer um zwei gleich lange Stücke handelt.

Die nun folgende Vereinigung dieser Paare führt zur Ausbildung einheitlicher Fadenstücke (Fig. 17, *8*), die ungefähr die doppelte Dicke wie diejenigen der *Postsynapsis* besitzen. Sie entsprechen also Teilstücken des Pachynemas Juels[2]).

Damit ist der Kern in das Spiremstadium eingetreten. Die Chromatinfäden durchziehen die Kernhöhle in gleichmäßiger Verteilung. Ihre Selbständigkeit als zukünftige Chromosomen wird immer deutlicher; ihre Zahl aber ist noch nicht bestimmt zu ermitteln.

Während in einer Massula gewöhnlich nur ein bestimmtes Stadium auftritt, scheint dies im Spirem nicht zuzutreffen. Es sind nämlich neben lockeren Knäuelformen (Fig. 17, *8*) auch dichtere (Fig. 17, *9*) zu beobachten und dabei alle Zwischenformen. Es ist möglich, daß es sich hier um eine kurz andauernde Entwicklungsstufe handelt. Wahrscheinlicher aber sind es individuelle Größenunterschiede in der Kernhöhle, was hier besonders auffallend wirkt.

In dem in Fig. 17, *9* dargestellten Spirem weist das Fadenstück „*a*" in der Mitte Zweiteiligkeit auf. Fig. 17, *9a* zeigt diese Stelle gesondert. Die Teilstücke sind perlschnurförmig, die verdickten Stellen opponiert. Fig. 17, *10* zeigt stärker durchteilte Fadenstücke aus einem lockeren Knäuel. Dieser Zustand, den ich als Beginn einer Längsteilung des Spiremfadens kennzeichne, hat strukturelle Ähnlichkeit mit dem von Rosenberg bei *Listera ovata* beschriebenen Endzustand der synaptischen Fadenverschmelzung. Wenn ich auch die Darstellung Rosenbergs nicht bezweifle, kann ich die an *Himantoglossum* mir gebildete Auffassung nicht preisgeben, denn ich fand dieses Stadium mit den folgenden im nächsten Zusammenhang in derselben Anthere auftretend.

---

[1]) Rosenberg, Zur Kenntnis der Reductionsteilung in Pflanzen. (Bot. Notiser. 1905.)

[2]) Juel, H. O., Die Tetradenteilung bei *Taraxacum* und andern Cichorien. (Kungl. Svensk. Vetensk. Acad. Handl. Bd. 39. No. 4.)

Nachdem die Längsspaltung der Spiremfäden durchgeführt ist, erfolgt ein rasches Zusammenziehen derselben (Fig. 17, *11* bis *14*).

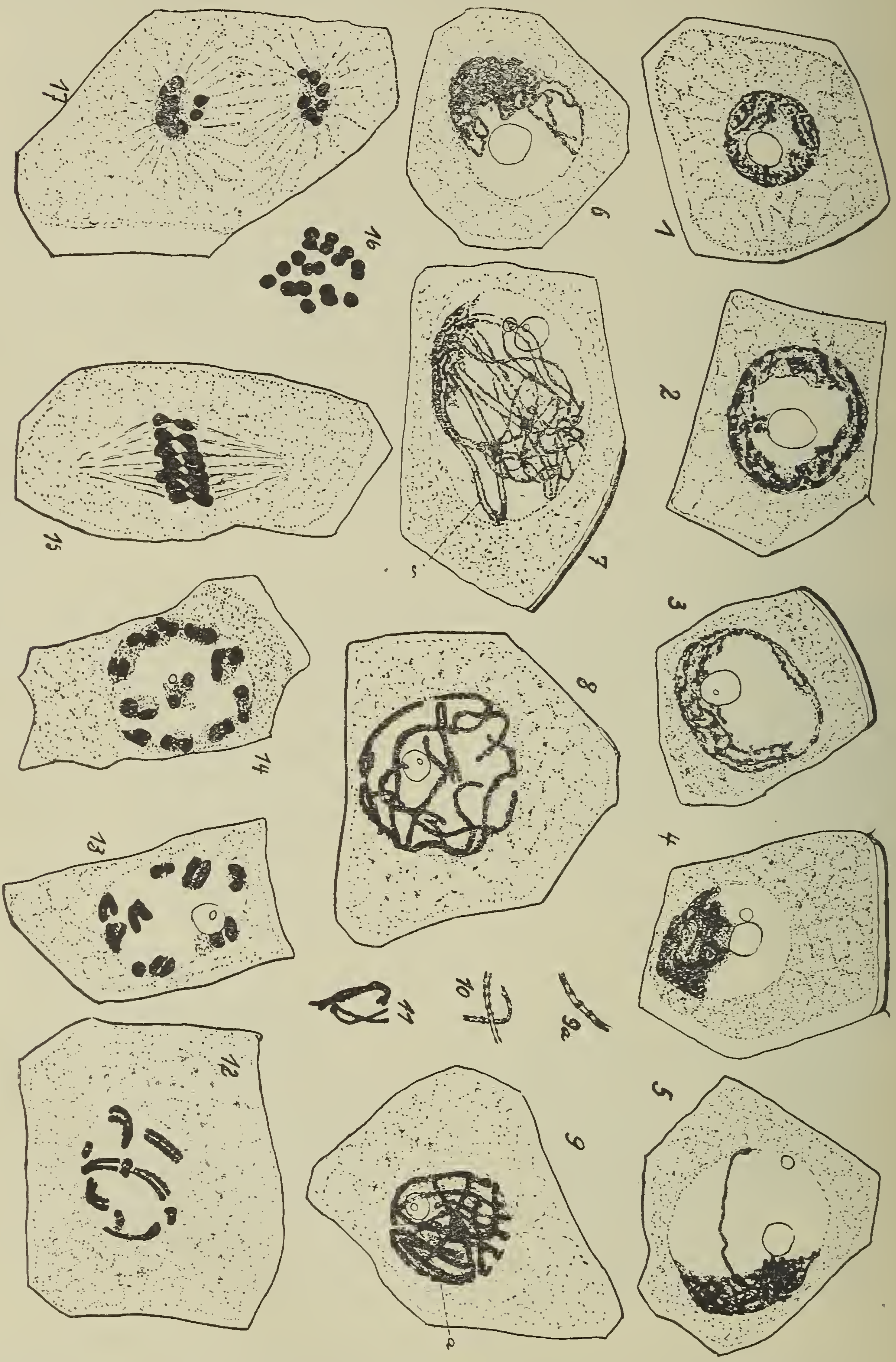


Fig. 17. Pollenmutterzelle.

1) Das Chromatin sammelt sich in linearen Fetzen. *2* u. *3)* Präsynapsis. *4)* Synapsis. *5* u. *6)* Postsynapsis. *7)* Postsynapsis; Fadenkopulation. *8)* Spiremstadium. *9)* Spiremstadium. *9a)* Längsspaltung des Fadens. *10)* Dasselbe vorgeschrittener. *11–14)* Diakinese. Verkürzung und Verdickung der Spalthälften. *15)* Äquatorialplatte der heterotypischen Teilung von der Seite. *16)* Dasselbe vom Pol her gesehen (einige Chromosomenpaare liegen etwas schief). *17)* Tochterstern. 1–17 Vergr. 1500 : 1.

Die Teilstücke weichen dabei auseinander, bleiben aber mit ihren Enden als Chromosomenpaare (gemini) miteinander in Verbindung.

Durch die Verkürzung werden die Spalthälften dicker (Fig. 16), sie werden stäbchenförmig (Fig. 17, *12*), dann elliptisch (Fig. 17, *13*) und schließen als kugelige Chromosomenpaare das Stadium der Diakinese (Fig. 17, *14*). Daß sich dieser Vorgang ziemlich rasch vollzieht, läßt sich aus ihrem Vorkommen in derselben Anthere schließen. Ihre Struktur ist nun homogen. Mit Sicherheit ist in diesem Zustand die haploide Chromosomenzahl festzustellen, indem jeder nicht angeschnittene Kern 12 solcher Chromosomenpaare besitzt.

Die Kernkörperchen haben im Laufe der Entwicklung an Tinktionsfähigkeit verloren. In ihrem Innern machen sich allmählich Vakuolen geltend.

Die definitive Gestalt und Größe der Chromosomenpaare unter sich ist sehr einheitlich; es treten weder Ringe noch V-förmige Gestalten auf: *Himantoglossum* besitzt ausnahmslos Kurz-Chromosomen.

Eine zweite Längsteilung, wie sie vielerorts in diesem Stadium beobachtet wurde, ist nicht zu bemerken; selbst nicht bei ihrer Einordnung in die Äquatorialplatte und ihrer Wanderung an die Spindelpole. Es zeigen unsere Chromosomen also dasselbe einfache Verhalten wie es Ernst und Schmid[1]) für die vier Kurzchromosenpaare von *Rafflesia Patma* angeben.

Ihre Einordnung in die Äquatorialplatte erfolgt in normaler Weise nämlich so, daß ihre Spaltflächen annähernd parallel zur Äquatorebene liegen (Fig. 17, *15. 16.*)

Das Verschwinden der Nukleolen scheint auch hier in Korrelation mit dem Auftreten der Kernspindel zu stehen. Die Zugfasern setzten an den Enden der hantelförmigen Chromosomenpaare an und befördern die birnförmigen Teilstücke nach den Spindelpolen (Fig. 17, *15. 17*). Gleichmäßig abgerundet gelangen sie hier an und treten in innige Berührung (Fig. 17, *17*). In einem wenig älteren Stadium (Fig. 18, *1*) gehen die Chromosomen wieder auseinander. Ihre Umrisse sind nun stark zackig, nach Gregoire durch das Ausziehen der verklebten Berührungsstellen verursacht: Die Chromosomen anastomisieren untereinander. Die Begrenzung der einzelnen Klumpen wird alsbald immer unschärfer (Fig. 18, *2*), die Chromosomen gehen allmählich in das grobkörnige Tochterkerngerüst über.

Von der Anlage einer Membran zwischen den beiden Kernen ist keine Spur zu entdecken.

In ein vollständiges Ruhestadium scheinen die Tochterkerne nicht zu gelangen (Fig. 18, *3*). In den sporogenen Kernen der nächst unteren Blüte des gleichen Blütenstandes (14. April 1912) hat sich das Chromatin in 12 Chromosomen gesammelt. In der Äquatorialplatte erfolgt eine ähnliche hantelförmige Durchschnürung wie in der ersten heterotypischen Teilung. Ob es sich dabei um eine Längsteilung handelt, kann bei der kugeligen Gestalt der Chromosomen nicht festgestellt werden (Fig. 18, *4*). Das End-

---

[1]) Ernst u. Schmidt, Über die Blüte und Frucht von *Rafflesia*. (Ann. d. Jardin Bot. de Buitenzorg. Sér. 2. T. XII. p. 1—58.)

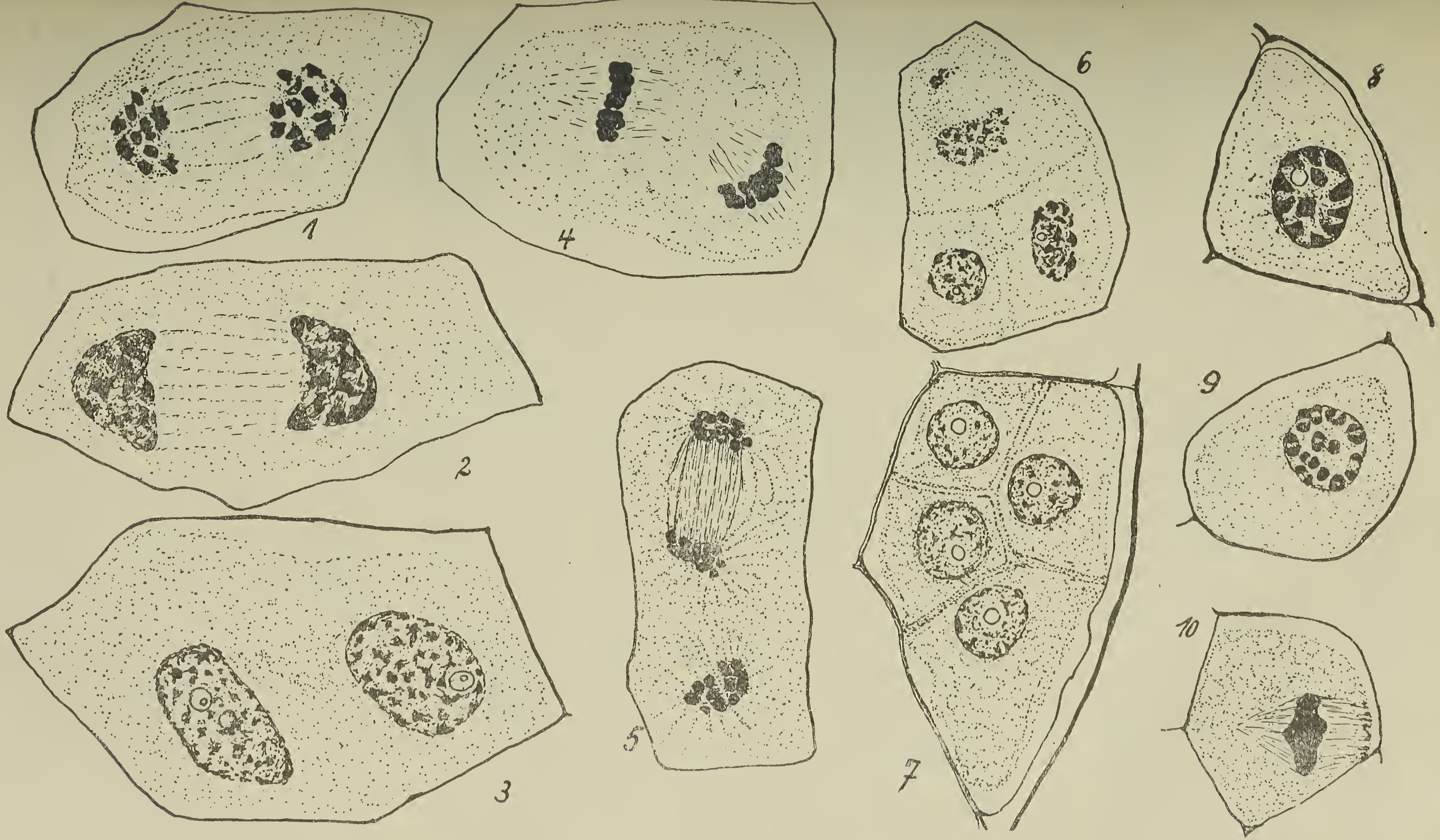


Fig. 18. Pollenmutterzelle.

1—3) Rekonstitution der Tochterkerne. *4*) Äquatorialplatte der homöotypischen Teilung. *5*) Tochtersterne derselben. *6* u. *7*) Tetradenbildung. *8—10*) Vorbereitung zur Teilung des Pollens. *8*) Das Chromatin sammelt sich. *9*) Zweiteilung der Chromosomen. *10*) Äquatorialplatte. 1—10 Vergr. 1500 : 1.

produkt dieses Teilungsschrittes (Fig. 18, *5—7*) ist die vierkernige Pollenmutterzelle. Während die Enkelkerne in das Ruhestadium eintreten und die Kernkörperchen neu bilden, wird das Cytoplasma durch breitangelegte zu den Spindelachsen senkrecht stehende Zellmembran' gevierteilt (Fig. 18, *6*. *7*). Das simultane Entstehen der Membranen bei der Bildung der Pollentetrade verdient besonderer Erwähnung, da dieses Verhalten sonst für die Dikotyledonen charakteristisch ist.[1])

In der Orientierung der Spindelachsen herrscht große Unregelmäßigkeit. Bisweilen stehen sie senkrecht zueinander (Fig. 18, *5*), bisweilen parallel, häufiger aber in einer andern beliebigen Lage. Ihre Anordnung erscheint lediglich von der Gestalt der Pollenmutterzelle abhängig zu sein. So findet man in den flachen Massulae, wie sie an den Basen der Pollenmassen vorkommen, in den langgestreckten Pollenmutterzellen die Tetraden linear angeordnet. Dabei finden sich Kombinationen, wie sie Göbel für *Neottia nidus avis* abbildet. Die Veranlassung, diese Formen zu erörtern, gibt die für die Orchideen bekannte Erscheinung des bleibenden Auftretens der Pollenkörner in Tetradenform.

Das Stadium des einkernigen Pollenkorns bedeutet für dieses ein Ruhestadium von 2—3 Wochen. In den Antheren aus Blüten, die am 26. April 1912 fixiert wurden, sind die ersten Vorgänge der keimenden Mikrospore zu beobachten: Die Bildung des generativen und vegetativen Kerns. Die Teilung wird eingeleitet, indem sich das Chromatin zu 12 eindeutig zählbaren Chromosomen sammelt. Anfänglich eckig (Fig. 18, *8*) runden sie sich bald ab. Hierauf tritt eine merkwürdige Spaltung der Chromosomen in zwei Halbkugeln ein. Die Teilstücke weichen wenig auseinander; es entsteht zwischen ihnen eine lichte Zone (Fig. 18, *9*). Diese Zweiteilung, eine Art „Diakinese" vollzieht sich bei vollständiger Erhaltung der Kernhöhle. Erst jetzt erfolgt der Einbruch des Cytoplasmas und die Erstellung der dichten Äquatorialplatte (Fig. 18, *10*). Die Spindel zeigt die gewöhnliche Orientierung: Der eine Pol, der vegetative, ist im Zentrum der Zelle gelegen: der generative an der Periphere. Die Spindelfasern des ersteren sind normal konvergierend, also einpolig,[2]) die des letzteren verlaufen annähernd parallel. Wie Frieman für *Epipactis palustris* angibt, haften auch diese mit ihren Enden, als feine Knötchen ausgebildet, an der Oberfläche des Protoplasten. (Fig. 19, *1*) zeigt die an die Pole gelangten rundlichen Tochterchromosomen. Aus ihnen rekonstituiert sich hierauf der generative Kern (Fig. 19, *2*). Der zentrale vegetative Kern ist lockerer gebaut als der kleine, stärker tingierbare Generative. Sein Nukleolus ist bedeutend größer als der des letzteren. Der Phragmatoplast schreitet indessen zur Anlage der schalenförmigen

---

[1]) Dasselbe Verhalten hat Guignard schon 1882 für andre Ophrydeen beschrieben: Recherches sur le developpement de l'Anthere et du pollen des Orchidées. (Ann. sc. nat. Bot. VI. 14.)

[2]) Frieman, Über die Entwicklung der generativen Zelle im Pollenkorn der monokotylen Pflanzen. [Diss.] Bonn 1910, gibt bei *Epipactis palustris* die Vereinigung der Spindelfasern in zwei Polen an.

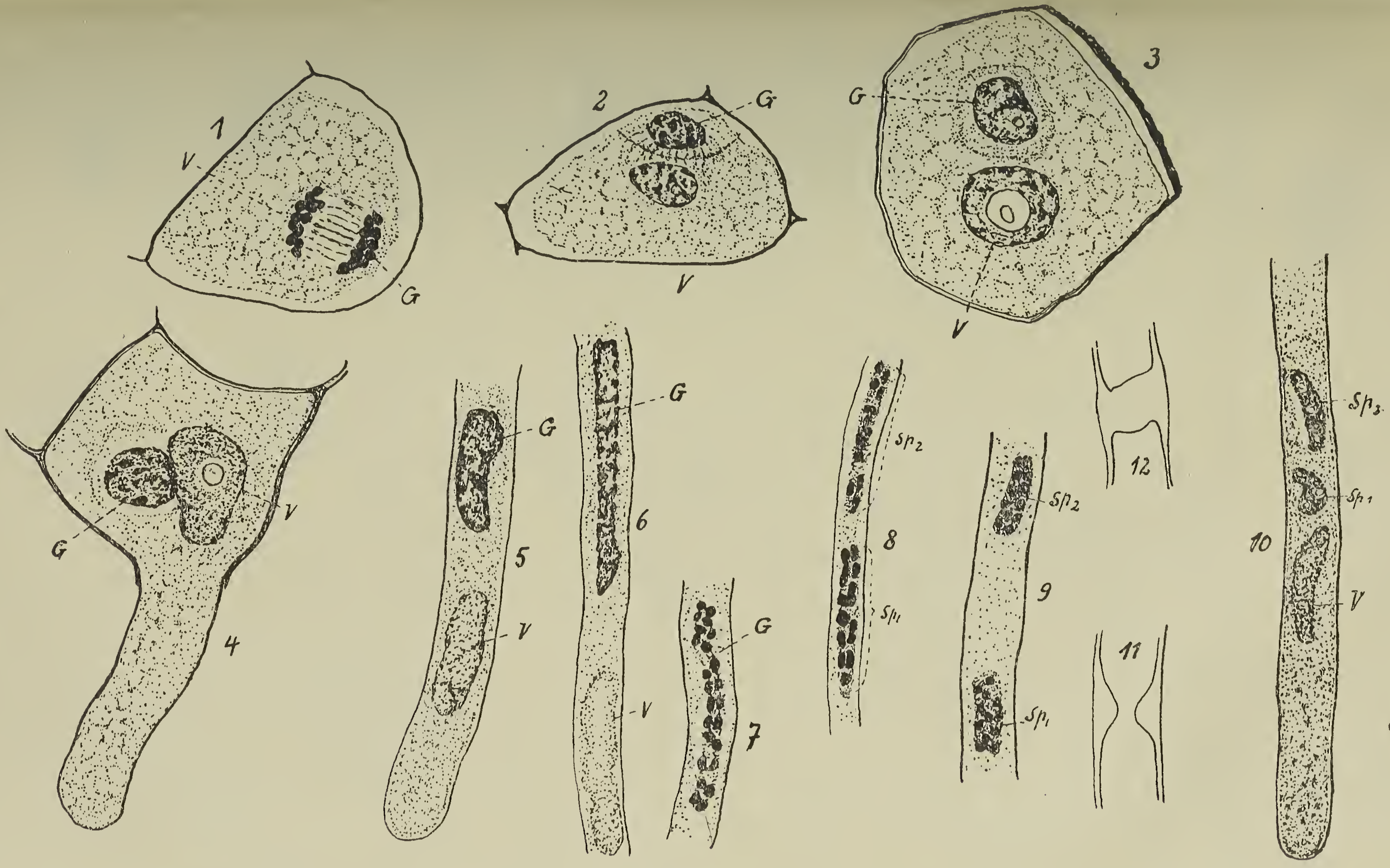


Fig. 19.

1) Tochterstern im Pollenkorn. *2)* Bildung des generativen und vegetativen Kerns. *3)* Pollenkorn. *4)* Keimendes Pollenkorn. *5)* Ende des Pollenschlauches mit den beiden Kernen. *6)* Dasselbe im Halse des Fruchtknotens. *7)* Das Chromatin des generativen Kerns sammelt sich in 12 Chromosomenpaaren. *8)* Trennung der beiden Zwölfergruppen. *9)* Entstehen der Spermakerne. *10)* Befruchtungsreifer Pollenschlauch. *11* u. *12)* Cellulose-Pfropfbildung im Pollenschlauch. 1—12 Vergr. 1500 : 1.

Membran zwischen den beiden Kernen; die generative Zelle wird linsenförmig abgetrennt. Allmählich wird sie kugelig. Das generative Cytoplasma hat sich als dünner Belag gleichmäßig um den Kern gelegt und wird nach außen durch die dunkle Zone der Membran begrenzt. In dieser Form beginnt die zentripetale Wanderung der generativen Zelle in das Cytoplasma der vegetativen. Formveränderungen wie sie Frieman bei mehreren Monokotyledonen feststellte, treten in typischer Weise nicht auf; die generative Zelle bewahrt während ihrer ganzen Bewegung ihre rundliche Gestalt.

Anfangs Mai, also 2—3 Wochen vor der Blütezeit, ist die definitive Ausbildung des Pollenkorns beendigt.

Bei der Färbung des Pollenkorns in Ehrlich-Biondi'schem Farbengemisch[1]) erweist sich der generative Kern durch seine Grünfärbung als basichromatisch, der „rote" vegetative als oxichromatisch. Diese Differenzierung im Chemismus der Kerne (eines der schönsten Beispiele elektiver Färbung) tritt nicht in einem Teilungsschritt, sondern allmählich auf. Das Basichromatin ist während der Teilung im Pollenkern wie immer an die Chromosomen gebunden und wird den Tochterkernen gleichmäßig zugeführt. Erst während sie in das Ruhestadium eintreten, macht sich im vegetativen Kern ein allmähliches Verschwinden des Methylengrün geltend, zu Gunsten des Säurefuchsin, dem Reagenz für Oxychromatin. Umgekehrt färbt sich der generative Kern mit Ausnahme des Nukleolus immer intensiver grün.

An der Membran des Pollenkorns lassen sich Intine und Exine unterscheiden. Im Innern der Massulae sind die beiden Schichten schwer zu unterscheiden, werden aber deutlich bei der Keimung des Pollens (Fig. 19, *4*), wo die Membran des Pollenschlauches als Fortsetzung der Intine die Exine durchbricht. Deutlich sind sie ferner in den Zellen, die die Oberfläche der Massula bilden. Die Exine ist hier stark verdickt und kutinisiert; sie färbt sich stark mit Rutheniumrot. Ihre Riffung in den Außenwänden (Fig. 19, *3*) erzeugt eine netzartige Skulptur. Kräftig entwickelt ist auch die Intine in diesen Außenwänden; sie legt sich schon in der Pollenmutterzelle während der Vorbereitung zur heterotypischen Teilung an (Fig. 17, *3. 4*). Auffallend ist, daß die Intine dieser Außenwände zur Zeit der Tetradenteilung ihre größte Wandstärke erreicht. Während der Fertigstellung des Pollenkorns wird sie um die Hälfte bis $^2/_3$ Teile dünner; so daß man von einer Art Reserve-Cellulose sprechen kann. Nach ihrem Speicherungsvermögen von Soda-Corallin und Anilinblau handelt es sich um Mangins[2]) Callose, die er auch in den Pollenkörnern von Coniferen, Juncaceen und Cyperaceen feststellte.

Die Größe des Pollenkorns beträgt ca. 25 μ.

Das Tapetum und die zu verdrängende Schicht sind in diesem Zeitpunkt verschwunden. Von der Faserschicht ist bisweilen auch die Innenmembran und das Protoplasma aufgenommen worden. Wandverdickungen wie sie dieser Schicht allgemein eigen sind, fehlen.

---

[1]) Die Einführung in diese Färbemethode verdanke ich der Freundlichkeit von Herrn Prof. Dr. Stauffacher in Frauenfeld.

[2]) Bulletin de la Soc. bot. 1892.

Auf die Narbe gebracht, keimt der Pollen sofort. Schon nach 36 Stunden haben die ersten Pollenschläuche die Fruchtknotenhöhle erreicht. Mit dem Cytoplasma treten auch die beiden Kerne in den rapid wachsenden Pollenschlauch. Amöboid senkt sich zuerst der vegetative Kern in das enge Lumen, seine Gestalt wie den nachfolgenden generativen Kern stabförmig verändernd (Fig. 19, *4*). Das ganze Protoplasma des Pollenkorns hält sich an die Spitze des Keimschlauches (Fig. 19, *5*). Die entleerten Partien werden in ca. 0,2 mm großen Intervallen durch die Cellulosepfropfen abgeschlossen (Fig. 19, *11. 12*). Beim Passieren des engen Fruchtknotenhalses findet ein Zusammenpressen des Schlauchbündels statt und damit eine noch stärkere Verengerung der Pollenschlauchlumen (Fig. 19, *6*).

Die Kerne, besonders der generative, werden dabei noch mehr gestreckt (Fig. 19, *6*). Während der vegetative immer mehr an Färbbarkeit verliert, seine Kontur dadurch unscharf ist, wird das Chromatin des generativen Kerns noch grobkörniger, dann brockig und zeigt sich schließlich in der Bildung einer Reihe von 12 hintereinander liegenden Chromosomenpaaren (Fig. 19, *7*). Daß jedes Chromosomenpaar aus einem Chromosom entstanden ist, geht aus ihrer hantelförmigen Gestalt hervor. Dadurch wird wahrscheinlich, daß dieses Stadium der Äquatorialplatte einer mitotischen Teilung entspricht, die infolge der Raumverhältnisse stark deformiert ist. Von einer Kernspindel ist indessen nichts zu bemerken. Wie nun in der Folge ein Auseinandergleiten der Tochterchromosomen vor sich geht, konnte ich nicht sicher feststellen. Immerhin scheint ein einfaches Verschieben der einen Reihe über die andere nicht stattzufinden: es scheint sich vielmehr um freie Wanderung des Chromosomen zu handeln. Dieser Punkt, der die Frage der Gleichwertigkeit der Spermakerne umfaßt, ist an lebendem Material zu prüfen.

In älteren Stadien ist zu beobachten, wie sich zwischen den 12 vorderen und den 12 hinteren Chromosomen eine Lücke geltend macht (Fig. 19, *8*), wie allmählich zwei Gruppen entstehen. Jede Gruppe rundet sich gesondert ab (Fig. 19, *9*). Die Chromosomen lösen sich auf: das Resultat sind die beiden Spermakerne (Fig. 19, *10*). Sie sind länglich, bisweilen kommaförmig und besitzen 1—3 Nukleolen. Die Bildung der Spermakerne erfolgt räumlich, wie schon erwähnt, im Hals des Fruchtknotens, zeitlich ungefähr 12 Stunden nach der Keimung. In der Fruchtknotenhöhle teilt sich das Schlauchbündel, wie von andern Ophrydeen bekannt,[1]) in sechs, seitlich den Plazenten verlaufende Stränge. Von hier aus erlangen die Schläuche die Plazentazweige und längs der Funiculi die Samenanlagen.

B. **Die Entwicklung der Samenanlage und des Embryosackes.**

Anfangs Frühling (Februar—März) treten an den Erhebungen der Plazentalappen die ersten Entwicklungsstadien der Samenanlagen als halbkugelige Anschwellungen auf (Fig. 20, *1*). Jeder dieser Höcker besteht aus einer durch ihre Größe ausgezeichnete Subepidermalzelle, dem Archespor der Samenanlage, und der darüber sich wölbenden Epidermis. Durch die Teilungstätigkeit dieser Zellen, die sich ausschließlich in Querteilung äußert (Fig. 20, *2*), entsteht nach kurzer Zeit ein abgerundeter Körper (Fig. 20, *3*), ein schlankes Säulchen (Fig. 20, *4*). Die Oberflächenzellen bilden dabei die einschichtige Hülle, während aus dem Archespor der einreihige axile Zellstrang hervorgeht. Der Querschnitt durch das

---

[1]) Strasburger, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei Phanerogamen. 1884. — Guignard, Sur la pollinisation et ses effets chez les orchidées. (Ann. d. Scienc. nat. botan. Sér. VII. T. IV. p. 202.)

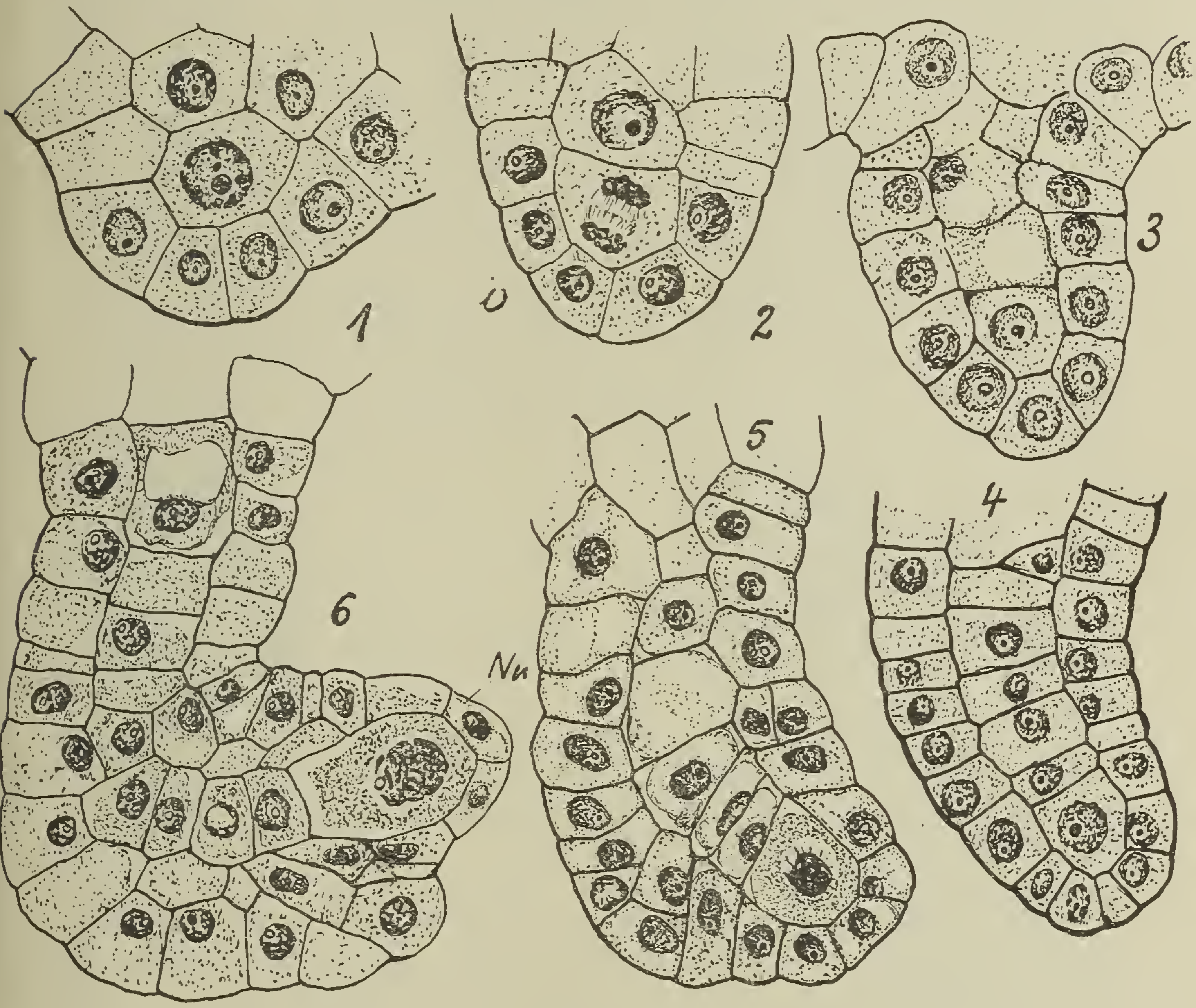


Fig. 20.

1—6) Erste Entwicklung der Samenanlage, vor der Bestäubung. Vergr. 700 : 1.
1 u. *2*) vom 10. April 1912. *3*) vom 26. April 1912.
4 u. *5*) vom 6. Mai 1912. *6*) vom 15. Mai 1912.

soweit entwickelte Ovulum besteht aus einer zentralen Zelle, um die sich 5—6 Epidermiszellen in einem Ring gruppieren.

Die ausführlichen Darstellungen Hofmeisters[1]) über die Entstehung der Samenanlage von *Orchis Morio* gelten im großen und ganzen auch für *Himantoglossum*. Nur was die Entstehung des Archespors anbetrifft, das nach Hofmeister aus einer ersten tangentialen Teilung der Scheitelzelle des Höckers hervorgeht, also epidermalen Ursprungs sein soll, kann ich nicht bestätigen; da ich eine entsprechende Tangentialteilung nie beobachtete.

---

[1]) Hofmeister, a. a. O.

Eine auffallend große Ähnlichkeit in der Art der Ovulaanlage und ihrer Entwicklung zeigen außer den übrigen Orchideen[1]) auch die Rafflesiaceen.[2])

Anfangs Mai hat das Ovulum als leicht gekrümmtes Stäbchen seine Längenausdehnung als solches beendigt (Fig. 20, *4*). Der immer noch einreihige axiale Zellstrang setzt sich meist aus neun Zellen zusammen. Die Gipfelzelle dieser Reihe zeichnet sich in der Folge durch ihre rapide Größenzunahme aus; sie wird zur Embryosackmutterzelle. Ihre anfänglich gleichen Schwesterzellen werden dabei scheibenförmig zusammengedrückt (Fig. 20, *4*). Auch die Epidermiszellen der Ovulumspitze, die die Embryosackmutterzelle begrenzen, werden in Mitleidensaft gezogen; sie bedecken diese plattenförmig. In der Samenanlage bilden diese Zellen den Nucellus.

Etwas verspätet geht mit der Differenzierung der Embryosackmutterzelle die anatrope Krümmung des Ovulum vor sich (Fig. 20, *5. 6*). Sie wird, wie gewöhnlich, veranlaßt durch die auf einer Seite in halber Höhe des Säulchens eintretende stärkere Teilungstätigkeit der Epidermiszellen. Während nun die untere Hälfte ohne bemerkenswerte Formveränderung zum Funikulus der Samenanlage wird, findet an der obern gegenläufigen Hälfte die Ausbildung der Integumente in der bekannten Weise statt. Schon mit Beginn der anatropen Krümmung tritt an dessen Basis in den Oberflächenzellen tangentiale und schiefe Teilung ein, es entsteht ein ringförmiger Wulst: die Anlage der Integumente (Fig. 20, *5. 6*). Ringwallförmig erhebt sich zuerst das innere Integument über die Ovulumspitze (den Nucellus), und läßt ihn allmählich in seine axiale Höhle sinken. (Fig. 21, *1. 2. 3*; Fig. 22, *1. 2. 3*). Über dem Knospenkern verengert sich das Lumen zum engen Mikropylenkanal (Fig. 23, *1. 2*). Kurz nach dem innern Integument erscheint auch das äußere. Es besteht wie das innere aus zwei Zellschichten. Wie bei andern anatropen Ovula legt es sich nur an den, dem Funiculus abgewendeten Partien des Wulstes an, also auf etwa $^3/_4$ Teilen seines Umfanges. Seitlich legt es sich an die Flanken des Funikulus und bildet mit diesem eine geschlossene Hülle um die innern Teile, die es in der Längenausdehnung rasch überholt hat (Fig. 23, *2*). Im Knie des Ovulum sind die ursprünglich dem axialen Zellstrang angehörigen Zellen aufgelöst worden; an ihrer Stelle entsteht ein calottenförmiger Hohlraum, der sich später auch seitlich, im Bereiche der innern Schicht des äußern Integumentes erweitert (Fig. 23, *1. 2*). Die äußere Schicht des äußern Integumentes, die die Höhle nach außen abschließt, zeichnet sich durch ihre stark gebauten großen Zellen aus: sie wird später zur Testa des Samens (Fig. 28, *4. 5*).

Zu Beginn der Blütezeit, in dem Zeitpunkt, wo auch die Integumentanlage erfolgt, hat die Embryosackmutterzelle als solche ihre Ausbildung beendigt. In einer der untersten Blüten eines

---

[1]) Guignard, a. a. O.

[2]) Nach Ernst u. Schmid, a. a. O.

Blütenstandes vom 26. Mai 1913 finden sich die Embryosackmutterzellen der meisten Ovula in den Vorbereitungsstadien zur heterotypischen Teilung. Die beobachteten Bilder lassen sich leicht in eine Entwicklungsreihe zusammenfügen, die dem Entwicklungsgang der Pollenmutterzelle identisch ist. So zeigt Fig. 21, *1* ein Spiremstadium, Fig. 21, *2* ein Endstadium der Diakinese, Fig. 21, *3* die Äquatorialplatte.

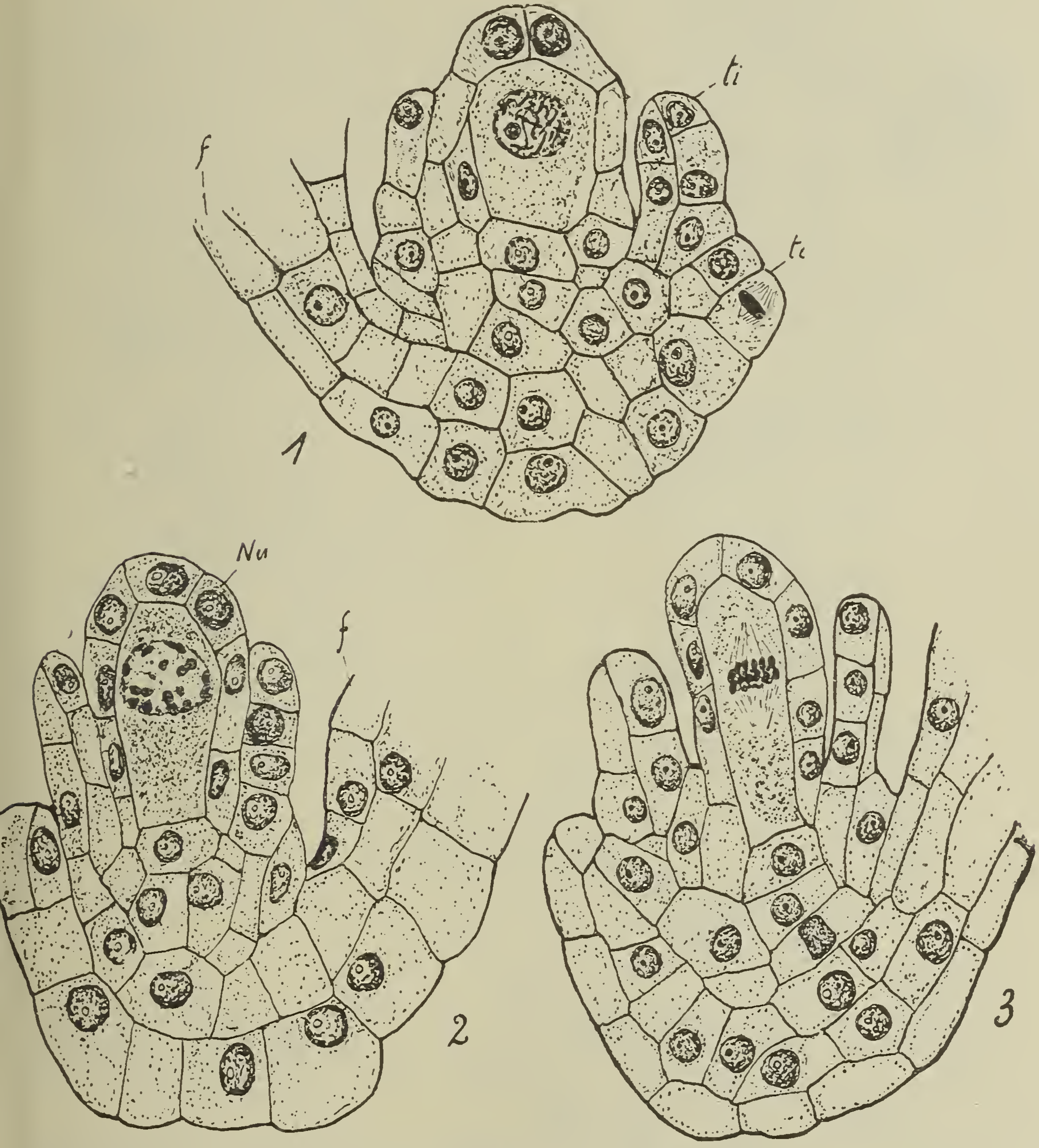


Fig. 21.

1) Samenanlage, Embryomutterzelle im Spiremstadium 26. Mai 1913. Tag der Bestäubung. Vergr. 700 : 1.

2) Samenanlage, Embryosackzelle im Stadium der Diakinese. 26. Mai 1913. Tag der Bestäubung. Vergr. 700 : 1.

3) Dasselbe. Embryosackmutterzelle in heterotypischer Teilung. 26. Mai 1913. Tag der Bestäubung. Vergr. 700 : 1.

Das Studium der folgenden Stadien wurde von hier an an bestäubten Blüten ausgeführt. Über die Gewinnung vorerst folgende

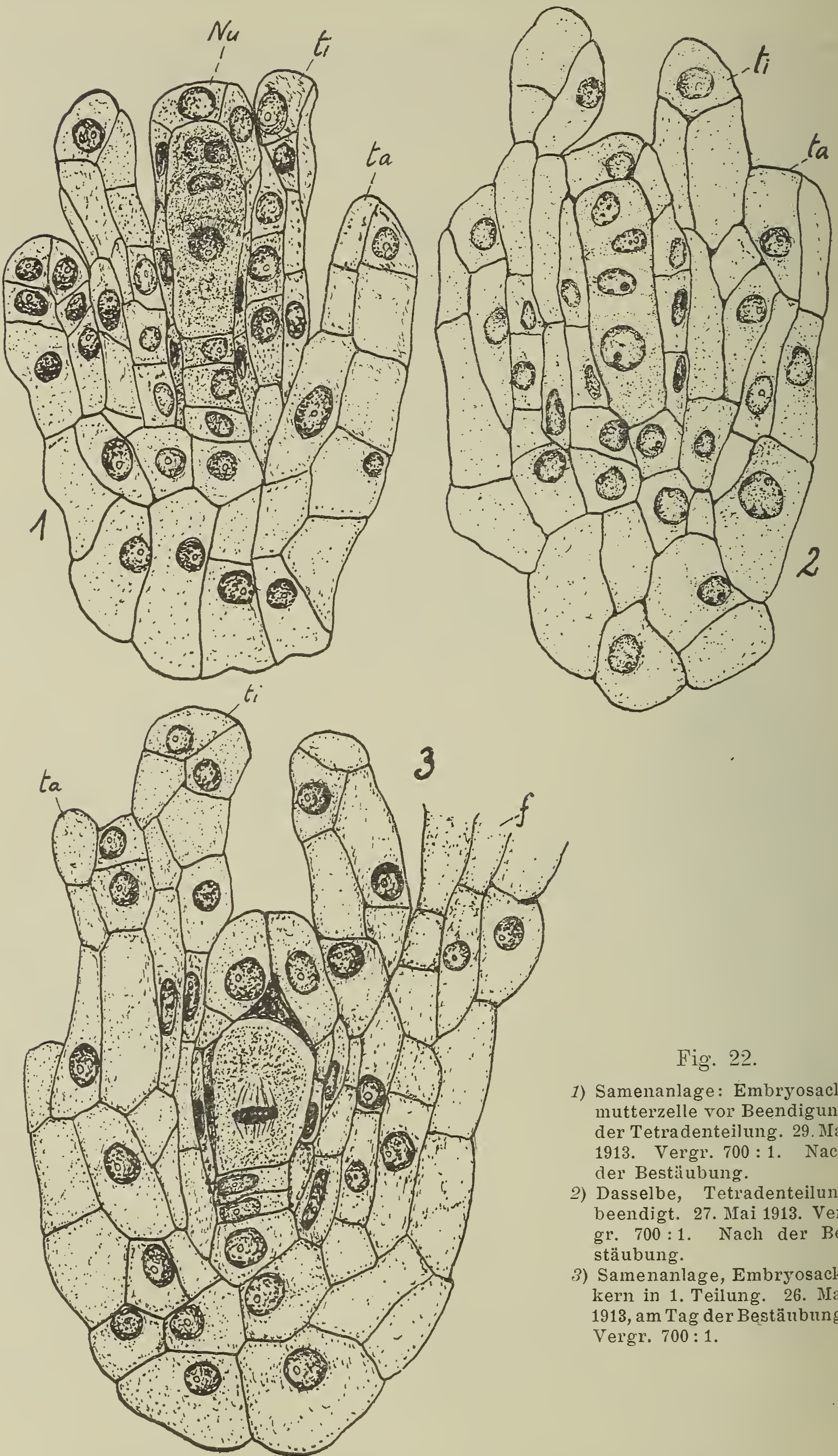


Fig. 22.

1) Samenanlage: Embryosackmutterzelle vor Beendigung der Tetradenteilung. 29. Mai 1913. Vergr. 700 : 1. Nach der Bestäubung.

2) Dasselbe, Tetradenteilung beendigt. 27. Mai 1913. Vergr. 700 : 1. Nach der Bestäubung.

3) Samenanlage, Embryosackkern in 1. Teilung. 26. Mai 1913, am Tag der Bestäubung. Vergr. 700 : 1.

Angaben: Drei Blütenstände wurden vom Knospenstadium der Blüten bis zu ihrer vollständigen Entfaltung unter Gaze-Tüten gehalten. Am 26. Mai 1913 führte ich die künstliche Bestäubung aller Blüten aus. Vorsichtshalber wurde die Bestäubung als Fremdbestäubung ausgeführt, obschon sich bei den Versuchen von 1912 die Stock- und Selbstbestäubung anscheinend als gleich wirksam erwiesen hatten. Vom 26. Mai an wurden während der ersten vier Wochen jeden Abend zwei Blüten abgenommen, später in Intervallen von 2—3 Tagen, und in 70 % Alkohol fixiert. Die Ausführung dieser Arbeit während meiner Abwesenheit verdanke ich meiner Schwester Elise Heußer.

Die Vorgänge bei der heterotypischen, wie bei der nachfolgenden homöotypischen Teilung der Embryosackmutterzelle stimmen in der Hauptsache mit der Tetradenteilung in der Pollenmutterzelle überein. Als davon abweichend ist die inbezug auf Cytoplasma inäquale Teilung zu erwähnen, die zu Gunsten der untersten Zelle ausfällt. Die Membranbildung erfolgt simultan (Fig. 22, *1*), scheint aber ebenso häufig auszubleiben (Fig. 22, *2*). Die Anordnung der vier Zellen ist wie gewöhnlich linear in Richtung der Längsachse. Häufig aber kommt es vor, daß die Spindel des obern Tochterkerns schief bis senkrecht zu der des untern steht (Fig. 22, *1*). Sobald die Kerne der Tetrade in das Ruhe-

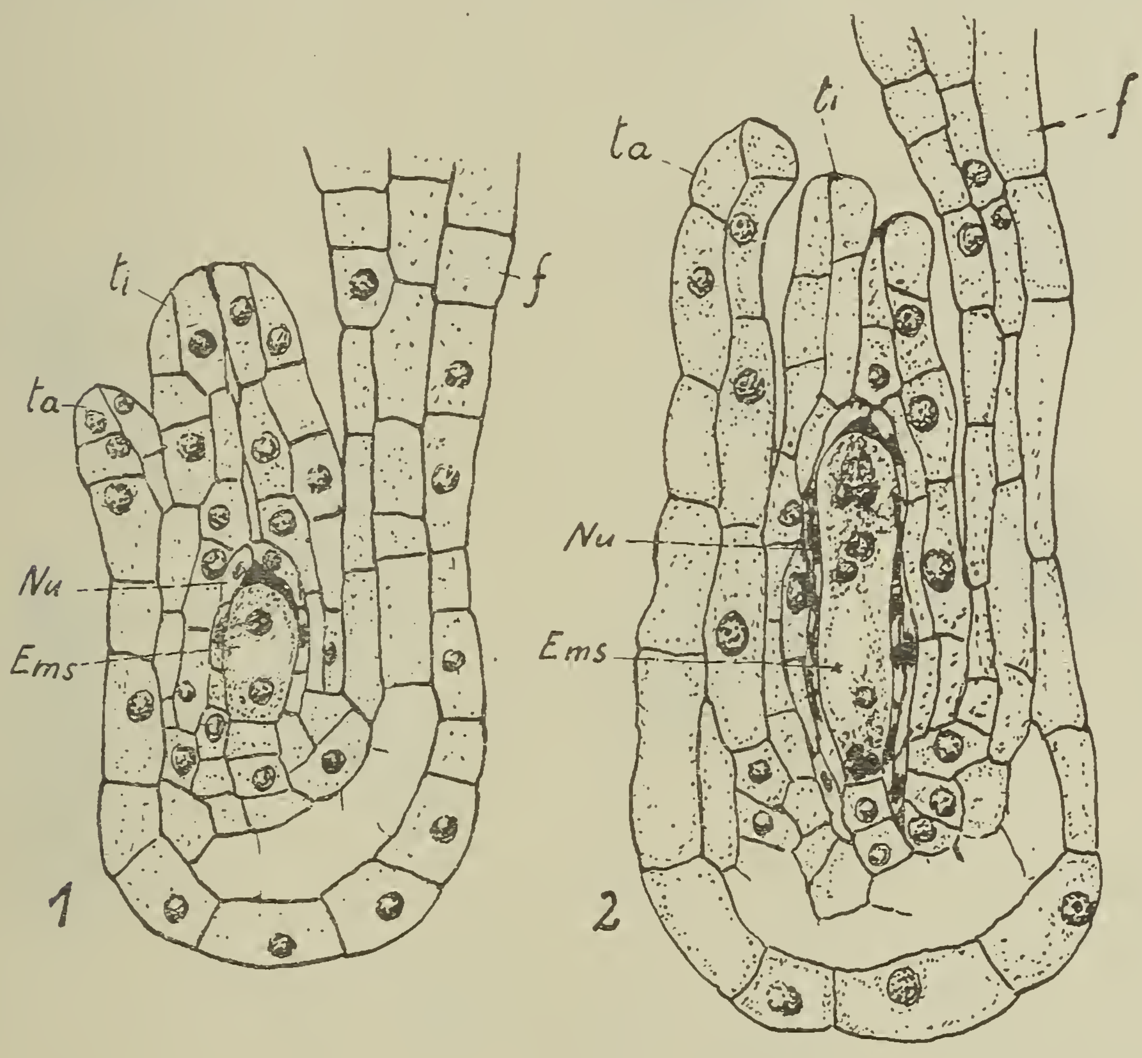


Fig. 23.

1) Übersichtsbild der Samenanlage mit zweikernigem Embryosack. 2. Juni 1913. Vergr. 350 : 1.

2) Dasselbe mit ausgebildetem Eiapparat. 2. Juni 1913. Vergr. 350 : 1, wie 15. Nach der Bestäubung.

stadium eingetreten sind, macht sich eine fortschreitende Größenzunahme der bevorzugten untersten Zelle bemerkbar; es handelt sich um die Bildung der Makrospore. Die Volumzunahme geht hauptsächlich auf Kosten der drei übrigen Zellen. Sie werden calottenförmig zusammengeschoben und liegen dem jungen Embryosack als stark färbbare Kappe auf. Diese Entwicklungsstadien sind vorwiegend in den am 27. und 28. Mai fixierten Fruchtknoten aufzufinden, also ca. zwei Tage nach der Bestäubung.

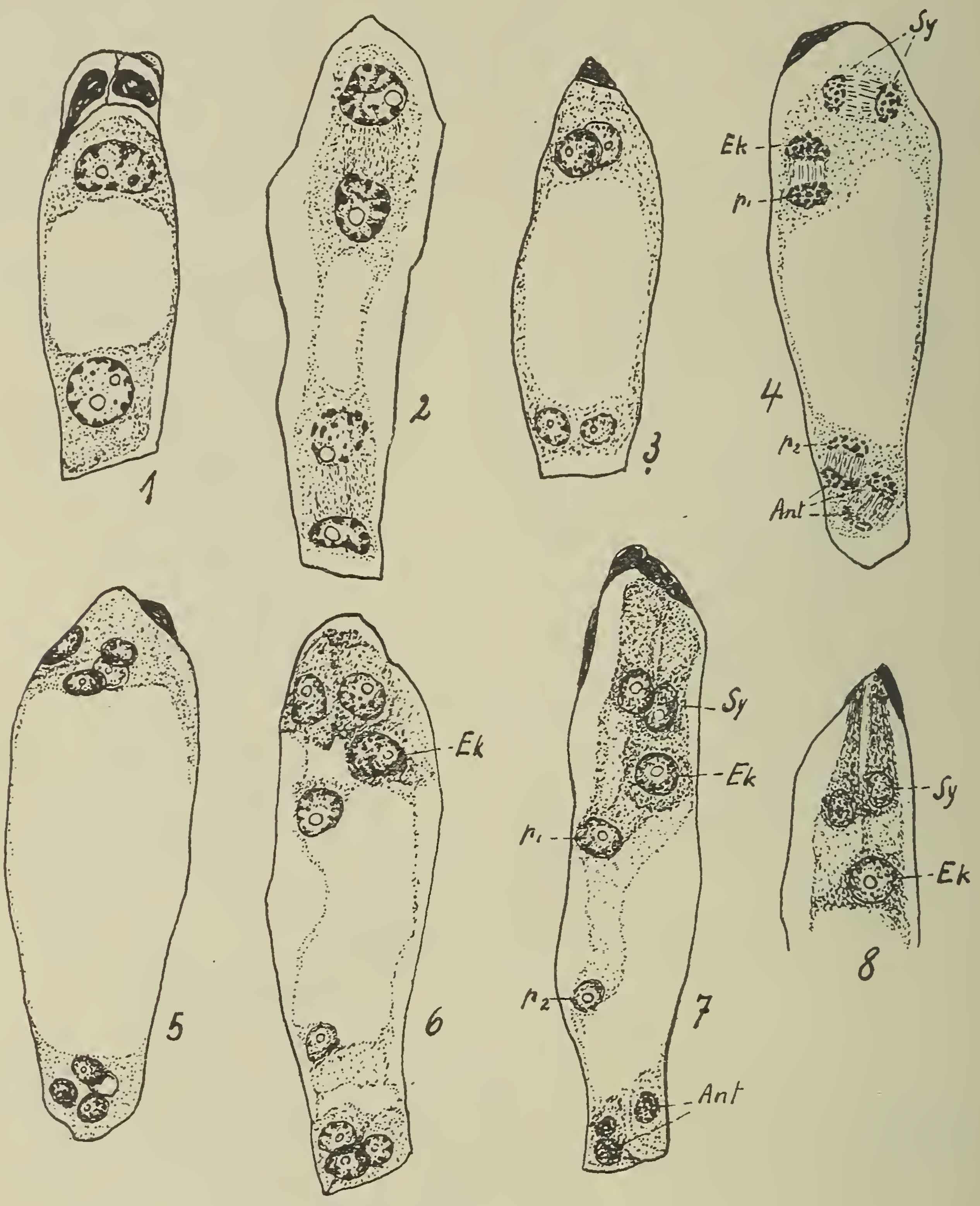


Fig. 24.
1—8) Entwicklung des achtkernigen Embryosackes. Vergr. 700 : 1.
Vom 3.—9. Juni 1913.

Schon am 29. Mai ist die Keimung der Makrospore häufig zu beobachten. In rascher Entwicklungsfolge entsteht in den folgenden Tagen durch freie Kernteilung der zweikernige, der vierkernige und schließlich der achtkernige Embryosack (Fig. 24, *1—4*). Im zweikernigen Embryosack erfolgt die Anlage der zentralen Vakuole. Mit der Größenzunahme des Embryosackes während der folgenden Teilungen dehnt sie sich entsprechend aus und drängt die Descendenten der beiden Tochterkerne in zwei Vierergruppen auseinander. In das Ruhestadium eingetreten, scheinen die Kerne der mikropylar gelegenen Gruppe etwas größer als die der Basalen.

Hierauf erfolgt die Wanderung der Kerne, das ist ihre Einordnung zum Eiapparat. Um die beiden, der Mikropyle nächstgelegenen Schwesterkerne der obern Vierergruppe (Fig. 24, *4*) verdichtet sich das Cytoplasma (Fig. 24, *6. 7. 8*) in Form von zwei parallelen, schlanken, birnförmigen Gebilden. Es sind die Synergiden (*Sy*). Von den andern beiden Enkelkernen wird der obere zum Eikern (*Ek*), der untere zum ersten Polkern (p_1). Das um den Eikern geballte Cytoplasma zeigt häufig ähnlich den Synergiden die Form eines hängenden Tropfens. Von der untern Vierergruppe treten die drei tiefstgelegenen Kerne an der Basis des Embryosackes als die Antipoden zusammen. Der vierte Kern wandert als zweiter Polkern (p_2) im wandständigen Cytoplasma dem ersten Polkern entgegen, der sich gleichfalls in zentrepetaler Bewegung befindet (Fig. 24, *6. 7*). Ihre Vereinigung zum sekundären Embryosackkern ($p_1 + p_2$) ist aber meist erst während der Befruchtung zu beobachten. Der Embryosack ist indessen noch größer geworden, 80—100 μ lang; die verdrängten Tetradenzellen sind bis auf eine dunkle Linie verschwunden. Der Nucellus und die innere Schicht des innern Integumentes zeigen gleichfalls Resorptionserscheinungen. Die Kerne der Antipoden und der beiden Synergiden verlieren allmählich ihre körnige Struktur: sie werden massig und stärker färbbar: Anzeichen der beginnenden Desorganisation. In diesem Zustand ist der Embryosack resp. der Eikern befruchtungsfähig. In dem Fruchtknoten vom 2. Juni 1913 sind befruchtete Samenanlagen nicht selten.

Überblicken wir den zeitlichen Verlauf der Entwicklung der Samenanlage, so fällt uns die übermäßig rasche Fertigstellung derselben nach erfolgter Bestäubung auf. Hildebrand[1]) war der erste, der diese Reizwirkung des keimenden Pollens auf die Entwicklung der Samenanlage als eine für die Orchideen allgemeine Erscheinung beobachtete. Als Zeitraum zwischen der Bestäubung und der Befruchtung gibt er für *Himantoglossum (= Orchis hircina)* drei Wochen an; bemerkt aber dazu, daß die kalte Witterung auf die Entwicklung vielleicht verzögernd eingewirkt habe. Guignard[2]) setzt das Intervall (für *Loroglossum*) auf 15 Tage fest. In meinen Versuchen treten die ersten befruchtungsfähigen Ovula schon am 6. Tage nach der Bestäubung auf. Es ist wohl möglich, daß bei diesen differenten Angaben Witterungsverhältnisse mit spielen; der Hauptfaktor aber liegt, wie ich glaube, in dem weniger oder mehr vorgeschrittenen Entwicklungszustand der Samenanlage zur Zeit der Bestäubung. Mit dieser Vermutung berühre ich einen Punkt, der meines Erachtens in früheren Arbeiten nicht genug betont wurde: Guignard beobachtete, daß bei tropischen Orchideen die Samenanlagen in den Blüten in einem primitiven Entwicklungsstadium verharren, bis die Bestäubung eintritt: die Bestäubung löste also hier die Weiterentwicklung der Anlagen aus. Bei *Himantoglossum* dagegen konnte ich in einer unbestäubten Blüte zweikernige Embryosäcke beobachten, und es ist anzunehmen, daß die Entwicklung bis zum achtkernigen Embryosack vorschreitet, denn die Fertigstellung des Eiapparates erfolgt ohne großes Materialbedürfnis: die Bestäubung bewirkt also lediglich eine Beschleunigung in der Weiterentwicklung der Samenanlage und nicht diese selbst. Natürlich sind diese Unterschiede nur graduell; dazwischen können alle Übergänge existieren, je nachdem die Erwerbung dieses Ökologismus mehr oder weniger weit vorgeschritten ist.

---

[1]) Hildebrandt, Die Fruchtbildung der Orchideen, ein Beweis der doppelten Wirkung des Pollens. (Bot. Zeitg. 1863. p. 329.)

[2]) Guignard, Sur la pollinisation et sets effets chez les orchidées. (Ann. des Scienc. natur. Botan. Sér. 7. T. IV. p. 225.)

C. **Die Befruchtung.**

Die ersten Untersuchungen über die Befruchtung der einheimischen Orchideen, darunter auch *Himantoglossum*, stammen von Strasburger aus den Jahren 1877[1]) und 1884[2]). In einer Kontroverse zu den unter neuen Gesichtspunkten (Doppelbefruchtung) ausgeführten Arbeiten von Nawaschin[3]) über tropische Orchideen macht der erstgenannte Autor diese Objekte nochmals zum Gegenstand der Untersuchung[4]). Meine Beobachtungen begann ich, ohne diese letztere Literatur zu kennen und bewahrte vielleicht gerade dadurch die zu cytologischen Untersuchungen nötige Objektivität.

Wie bekannt ist, wird die Mikropyle durch den Pollenschlauch erreicht, indem er sich an die Oberfläche der Plazentalappen und des Funikulus hält. Bei seinem Eindringen in den engen Mikropylenkanal wird dieser ziemlich geräumig erweitert. Der Widerstand, der sich diesem Vorgang bietet, bedingt wohl die gewundene, oft aufgeblähte Gestalt des Schlauches vor der Mikropyle. Auch beobachtete ich an dieser Stelle einigemale sackförmige Ausbuchtungen, Anlagen von Seitenzweigen, die nach den Beobachtungen Nawaschins an *Juglans regia*[5]) ebenfalls durch Widerstandverhältnisse zu erklären sind. Der Eintritt des Pollenschlauches und die Wanderung der Spermakerne durch den Mikropylenkanal scheint ziemlich rasch vor sich zu gehen. In flagranti konnte ich sie nämlich nur einmal beobachten; es wäre denn, daß dieser Vorgang sich zu einer gewissen Tageszeit vornehmlich vollzieht. Während nun die Hauptmasse des Pollencytoplasmas in dem extraovulären Schlauch zurückbleibt, wird ein kleiner Teil[1]) desselben mit den Spermakernen in den Embryosack entleert. Durch das Plasma einer der Synergiden gelangen die letzteren in das Innere des Embryosackes. Sie runden sich dabei ab und erlangen bisweilen annähernd die Größe der andern Kerne (Fig. 25, *1*). Das eingeführte Cytoplasma breitet sich an der Spitze des Embryosackes calottenförmig aus (Fig. 25, *1. 2. 3. 4*). Diese „Kappe“ ist nun zweifellos identisch mit der von Strasburger beschriebenen Synergidenkappe, die er aus dem Fadenapparat der Synergiden entstehen läßt. Einen Zusammenhang dieser Calotte mit den Synergiden konnte ich entwicklungsgeschichtlich nicht feststellen. Sie ist erst im befruchteten Embryosack zu beobachten. Anderseits scheint ihre Zusammengehörigkeit zum Pollenschlauch so eindeutig (Fig. 25, *1. 3. 4*), daß ich sie als Bestandteil des männlichen Gametophyten anspreche.

---

[1]) Strasburger, Über Befruchtung und Zellteilung. 1877.

[2]) Strasburger, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei Phanerogamen etc. 1884.)

[3]) Nawaschin, Über den Befruchtungsvorgang bei einigen Dikotyledonen. (Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. 1900.)

[4]) Strasburger, Einige Bemerkungen zur Frage der „Doppelten Befruchtung bei Phanerogamen". (Bot. Zeitg. 1900.)

[5]) Nawaschin, Zur Entwicklungsgeschichte der Chalazogamen *J. regia* und *J. nigra*.

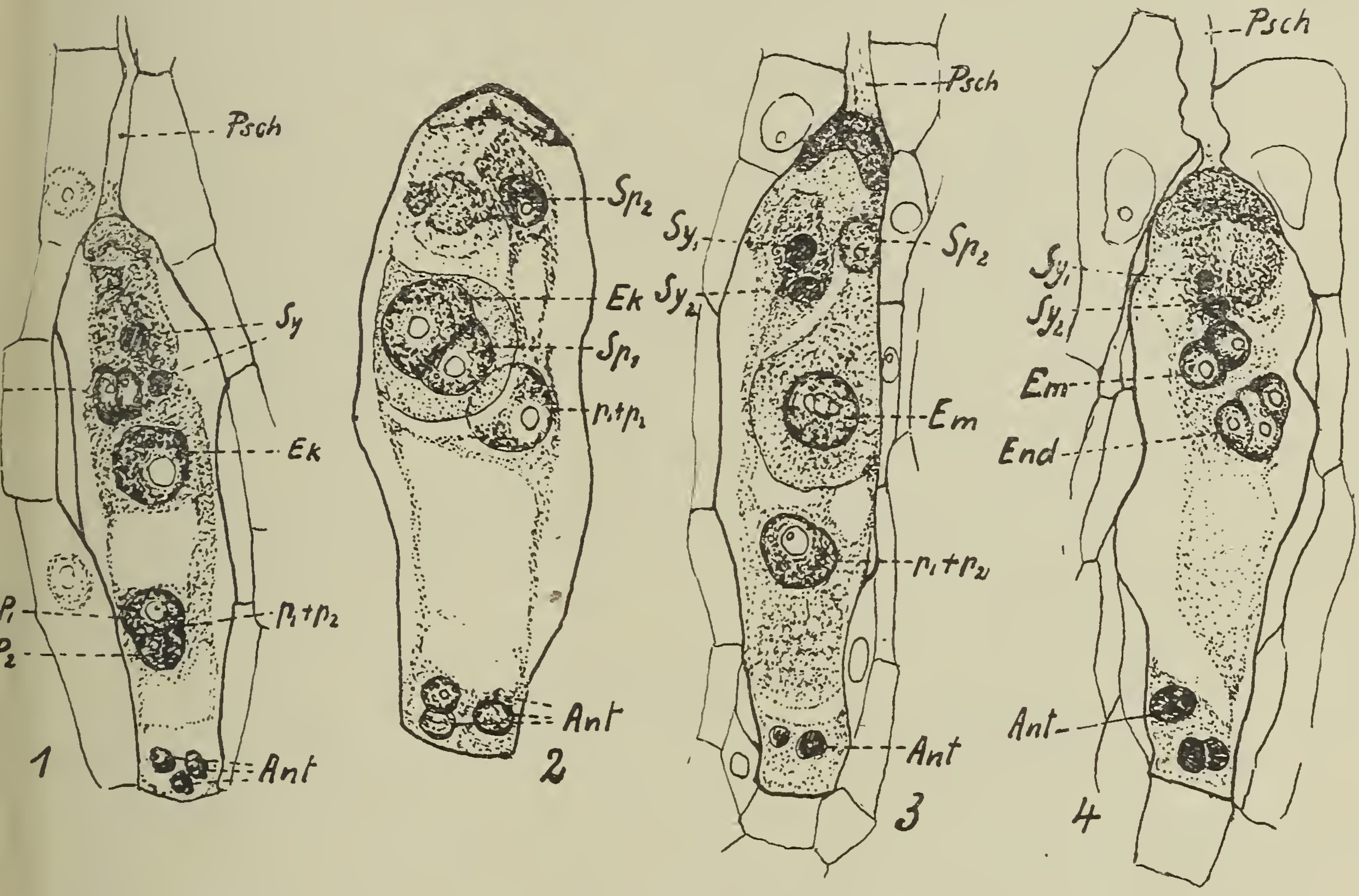


Fig. 25.

1) Eintritt der Spermakerne in den Pollenschlauch; Vereinigung der beiden Polkerne.
2) Verschmelzen der generativen Krone.
3) Befruchteter Eikern. Der zweite Spermakern bleibt in der Nähe der Synergiden stecken.
4) Anormale Doppelbefruchtung. 1—4 Vergr. 700 : 1.

---

[1]) Ob es sich dabei um das männliche Cytoplasma (Cytoplasma der generativen Zelle) handelt, konnte nicht festgestellt werden, der Masse nach wäre dies möglich.

In seiner letzten umfassenden Arbeit über die entwicklungsgeschichtliche Stellung der Chalazogamen *Juglans regia* und *Juglans nigra* findet Nawaschin als primitives Merkmal derselben das Abwerfen des männlichen Cytoplasmas im Embryosack. Bei den höhern Angiospermen werden die Spermakerne schon im Pollenkorn oder doch im Pollenschlauch frei, d. h. die generative Zelle ist nicht mehr abgegrenzt, was auch für *Himantoglossum* zutrifft. Wenn wir nun aber dennoch wahrscheinlich machen, daß mit den Spermakernen auch Cytoplasma in den Embryosack eintritt, so ist dieser Vorgang im Vergleich mit dem Verhalten niederer Angiospermen doch als abgeleitet aufzufassen und beeinträchtigt die phylogenetischen Schlüsse Nawaschins nicht.

Die beiden Spermakerne wandern gewöhnlich hintereinander ins Innere des Embryosackes (in Fig. 25, *1* sind sie nebeneinander). Der erste Spermakern legt sich seitlich an den Eikern und verschmilzt allmählich mit diesem (Fig. 25, *2. 4*). Während der Verschmelzung, oft auch etwas später, wird der Synkaryon mit einer dünnen Schicht dichten Cytoplasmas durch eine Membran abgegrenzt (Fig. 25, *2*). Nach der Vereinigung zeigt der befruchtete Eikern meistens zwei Kernkörperchen; hin und wieder sind aber auch sie zu einem einzigen verschmolzen (Fig. 25, *3*).

Über das Verhalten des zweiten Spermakerns war ich lange Zeit im Unklaren. Seine Verschmelzung mit dem sekundären Embryosackkern kam mir nur ein einziges Mal zu Gesicht. Um so häufiger aber ist neben den desorganisierten Synergiden ein Kern zu beobachten, dessen Herkunft vorerst fraglich erschien. Um einen Synergidenkern kann es sich nicht handeln, er ist völlig intakt, und häufig sind die beiden Desorganisationsprodukte der erstern zugleich wahrzunehmen. Daß der vegetative Kern in den Embryosack eingedrungen sei, ist ausgeschlossen; er wird schon im Pollenschlauch aufgelöst. Es kann sich also nur um den zweiten Spermakern handeln. Noch im mehrzelligen Embryo ist er im außerembryonalen Cytoplasma des Embryosackes zu beobachten, wo er allmählich aufgenommen wird (Fig. 26, *1. 3. 5*). Bestätigt wird seine Identität durch das in Fig. 25, *4* abgebildete Präparat: es ist dies der erwähnte Ausnahmefall, wo die zweite Befruchtung stattfindet, und nun auch der fragliche Kern in seiner gewöhnlichen Lage fehlt.

In seinen „Neuen Untersuchungen"[1] berichtet Strasburger vom zweiten Spermakern, daß er zwischen den Synergiden verbleibe und hier aufgenommen werde. Wenn er bei der Durchsicht seiner Präparate 1900[2] im Zeichen der Doppelbefruchtung seine ersten Beobachtungen widerruft, so glaube ich gerade daraus schließen zu dürfen, daß er die gleichen Bilder beobachtete, daß er in seiner ersten Abhandlung den Gesamteindruck über das Verhalten des zweiten Spermakerns beschreibt und in der letzteren zu dessen Widerlegung Argumente benützt, die nach meinen Beobachtungen bei *Himantoglossum* als Ausnahmefälle aufzufassen sind.

---

[1] Strasburger, Neue Untersuchungen etc. (a. a. O. 1884.)
[2] Strasburger, Einige Bemerkungungen etc. (a. a. O. 1900.)

Das Ausbleiben der Endospermbildung ist bei Orchideen eine normale Erscheinung. Die Ursache glaubt Nawaschin[1]) auf Grund seiner Befunde an tropischen Orchideen, in der unvollständigen Verschmelzung des zweiten Spermakerns mit den beiden Polkernen suchen zu müssen. Darin findet er auch Anhaltspunkte, die zweite Befruchtung als wirkliche Befruchtung aufzufassen. Strasburger[2]) widerlegt Nawaschin, indem er die mangelhafte Verschmelzung bei *Tulipa silvestris*[3]) anführt, wo dennoch die Endospermbildung eintritt.

Wie Strasburger, vermute ich die direkte Ursache des Ausbleibens der Endospermbildung in dem frühzeitigen resorbierenden Angriff des Embryosackkerns durch den Keimkern. Diesen Umstand möchte ich auch für das Ausbleiben der Doppelbefruchtung verantwortlich machen. Es ist anzunehmen, daß zwischen den kopulierenden Kernen eine gewisse Attraktion besteht. Daß diese mit der einsetzenden Degeneration des sekundären Embryosackkerns zwischen diesem und dem zweiten Spermakern aufgehoben wird, ist so verständlich, wie der Verlust des Teilungsvermögens des ersteren. Die einfache Befruchtung von *Himantoglossum* ist also als eine sekundäre Erscheinung aufzufassen.

D. **Die Embryologie.**

Unmittelbar nach dem Verschmelzen der Geschlechtskerne hebt die Entwicklung des Embryo an. Die erste Teilung erfolgt quer zur Achse des Embryosackes; sie ist in bezug auf das Cytoplasma inäqual zu Gunsten der obern, meist pyramidalen Tochterzelle (Fig. 26, *1*). Nach kurzer Ruhe teilt sich diese obere Zelle in gleicher Weise wie die Mutterzelle (Fig. 26, *2*). Der Embryo besteht nunmehr aus einer Reihe von drei übereinanderliegenden Zellen (Fig. 26, *3*). Wie in folgendem auszuführen ist, bildet der dreizellige Embryo den Ausgangspunkt der morphologischen[1]) und vielleicht auch biologischen Differenzierung des Embryo. (Schema zur Übersicht der Embryoentwicklung, Fig. 29.)

In der untersten, nunmehr ältesten Zelle tritt nächstfolgend Längsteilung ein (Fig. 26, *4*). Hierauf teilt sich die oberste Zelle wieder quer (Fig. 26, *5*) und aus der mittleren des dreizelligen Embryo entsteht durch Längsteilung eine Zweiergruppe, deren Spindelachse senkrecht zu derjenigen der basalen Gruppe steht (Fig. 26, *6*). Die beiden Kerne dieser letzteren Zellen haben sich indessen stark vergrößert und gehen gleichzeitig in Teilung; es entsteht eine basale Vierergruppe. Nach Beendigung dieser Teilung ist in Fig. 26, *7* die oberste plasmareichste Zelle schon wieder im Teilungsstadium der Äquatorialplatte. Die diploide Chromosomenzahl ist hier mit ziemlicher Sicherheit festzustellen.

---

[1]) Nawaschin, Über den Befruchtungsvorgang etc. (a. a. O. 1900.)

[2]) Strasburger, Einige Bemerkungen etc. (a. a. O. 1900.)

[3]) Guignard, L'Appareil sexuel et la double fécondation dans les tulipes (Ann. bot. Scienc. nat. Sér. 8. T. XXI.)

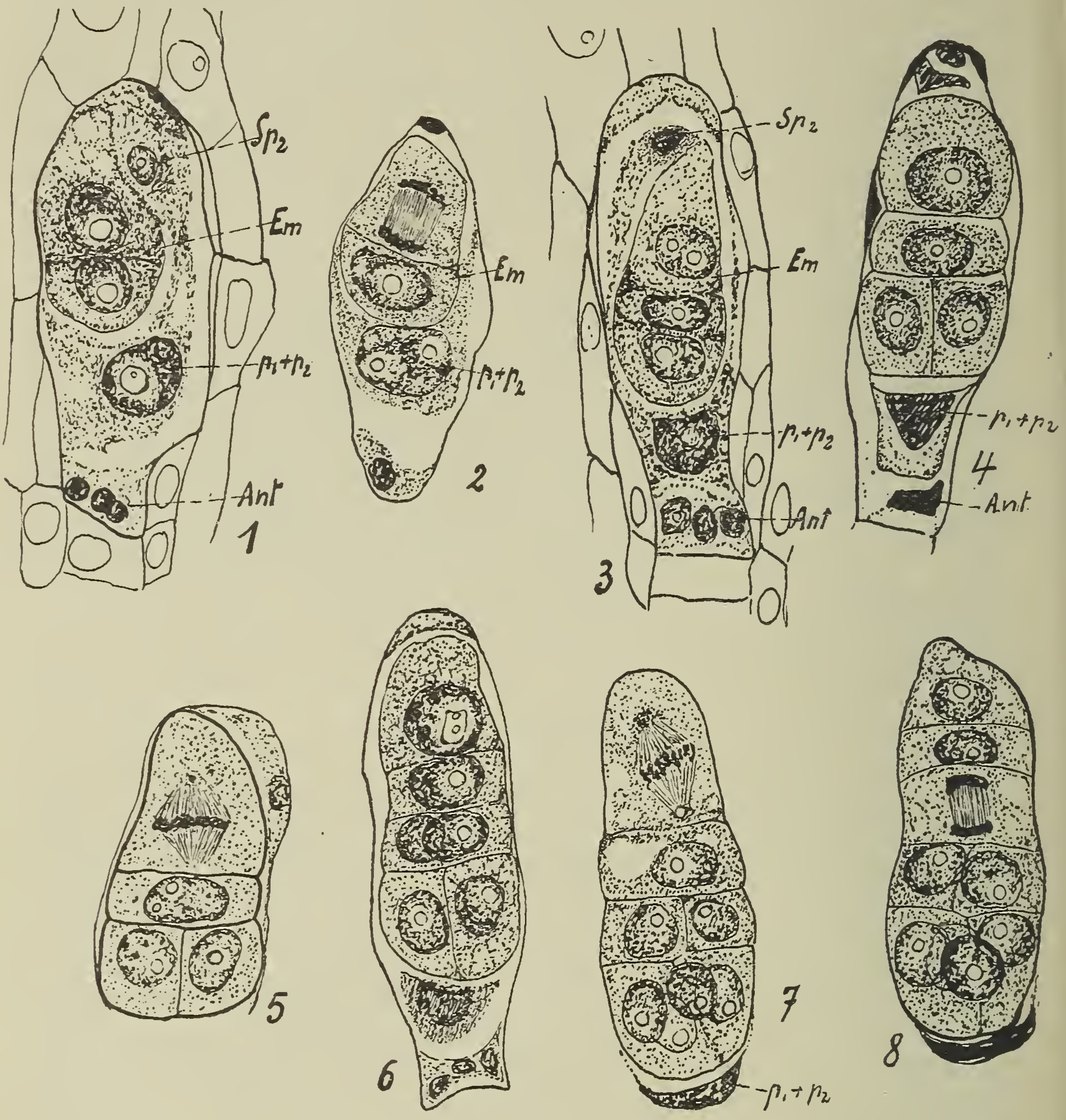


Fig. 26.

1) Zweizelliger Embryo.
2) Dasselbe, obere Zelle in Teilung.
3) 3-zelliger Embryo.
4) 4-zelliger Embryo.
5) Dasselbe, obere Zelle in Teilung.
6) 6-zelliger Embryo.
7) 8-zelliger Embryo, oberste Zelle in Teilung. In den Spindelzellen der K-Teilung in *5* und *7* sind centrosomenähnliche Körper zu beobachten.
8) 9-zelliger Embryo. Unterste Suspensorzelle in Teilung. 1—8 Vergr. 700 : 1.

Bei dieser Teilung beobachtete ich in den Spindelporen centrosomenähnliche Gebilde. Die Durchsicht meiner Präparate ergab, daß diese Erscheinung nur bei der Teilung der Suspensozellen wahrzunehmen ist. Um nähere Angaben über die Natur dieser „Centrosomen“ zu machen, sind meine Präparate noch zu spärlich vorhanden. Hervorheben möchte ich jedoch ihr auf diese ersten Stadien der Ontogenese beschränktes Auftreten, ein Verhalten, das sich mit dem Vorkommen von Centriolen in Fucus-Keimlingen parallelisieren läßt.

Die nächstfolgende Teilung, eine Querteilung, vollzieht sich in der drittobersten Zelle; sie ist in diesem Momente die älteste (Fig. 26, *8*). Die darunter liegende Zweiergruppe geht in eine Vierergruppe über und aus den vier basalen Zellen entstehen durch gleichzeitige Teilung deren acht (Fig. 28, *1*).

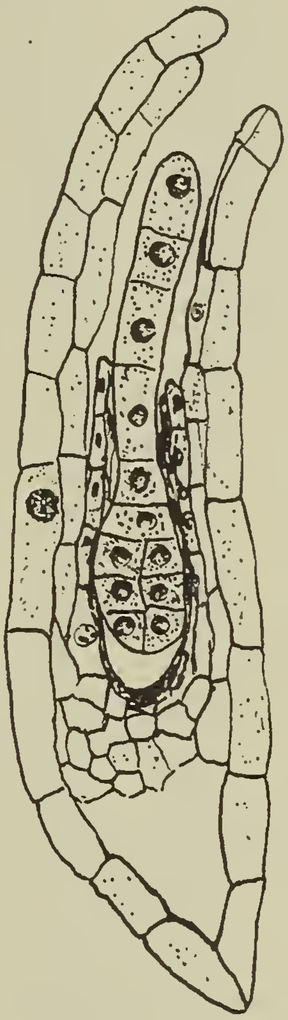


Fig. 27.

Samenanlage mit Embryo. Der Suspensor schiebt sich aus den Integumenten. 12. Juni 1913. Vergr. 200:1.

Indessen zeigen die vier in einer Längsreihe angeordneten Descedenten der obersten Zelle des dreizelligen Embryo (vergl. Schema Fig. 29) starke lineare Streckung; sie schieben sich durch die Mikrophyle aus den Integumenten in der Richtung des Funiculus (Fig. 27), bis die oberste Zelle das Plazentagewebe erreicht (Fig. 28, *2*). Sie bohrt sich bisweilen förmlich in dasselbe hinein (Fig. 28, *3*), was auch Treub¹) für *O. latifolia* angibt. Als Suspensor tritt dieser Zellstrang hierauf in Funktion und ermöglicht dem Embryo die direkte Nahrungszufuhr aus der Plazenta. Ist der Funiculus ziemlich lang, so wird die Zahl der Suspensorzellen

---

¹) Treub, Notes sur l'embryogenie des quelques Orchidees. (Abhandl. d. Königl. Akad. 19. Deel. Amsterdam 1879. p. 12.)

durch Querteilung erhöht. Maximal beobachtete ich deren sieben (Fig. 28, *2*). Nach Marschall Ward[1]) ist bei *Gymnadenia conopea* die Zahl der Suspensorzellen noch bedeutend größer.

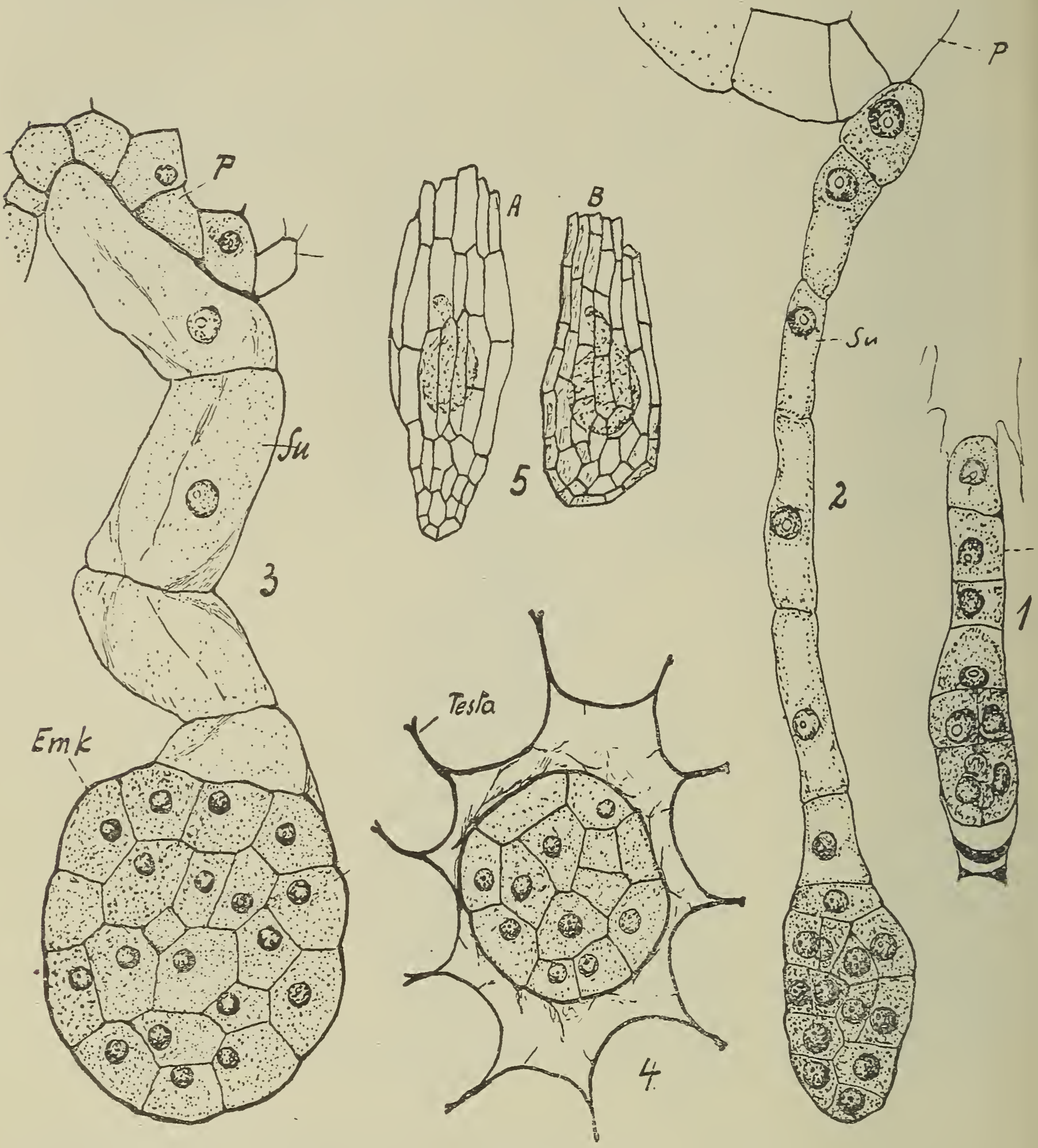


Fig. 28.

1) 10-zelliger Embryo. 11. Juni 1913. Vergr. 350 : 1.
2) 12- u. 7-zelliger Embryo tritt mit dem Suspensor an die Placenta. 16. Juni 1913. Vergr. 350 : 1.
3) Ausgebildeter Embryo in Längsschnitt. 24. Juni 1913. Vergr. 350 : 1.
4) Querschnitt durch den Samen. Die Testa umgibt den Embryokörper. Vergr. 350 : 1.
5) Reife Samen von vorn und von der Seite. Vergr. 70 : 1.

In der mittleren und unteren Zellgruppe finden abwechselnd nochmals je zwei Teilungen statt, so daß der sechzehnzellige Embryo

---

[1]) Zitat aus Coulter & Chamberlain, Morphology of Angiosperms. 2. Ed. London 1904.

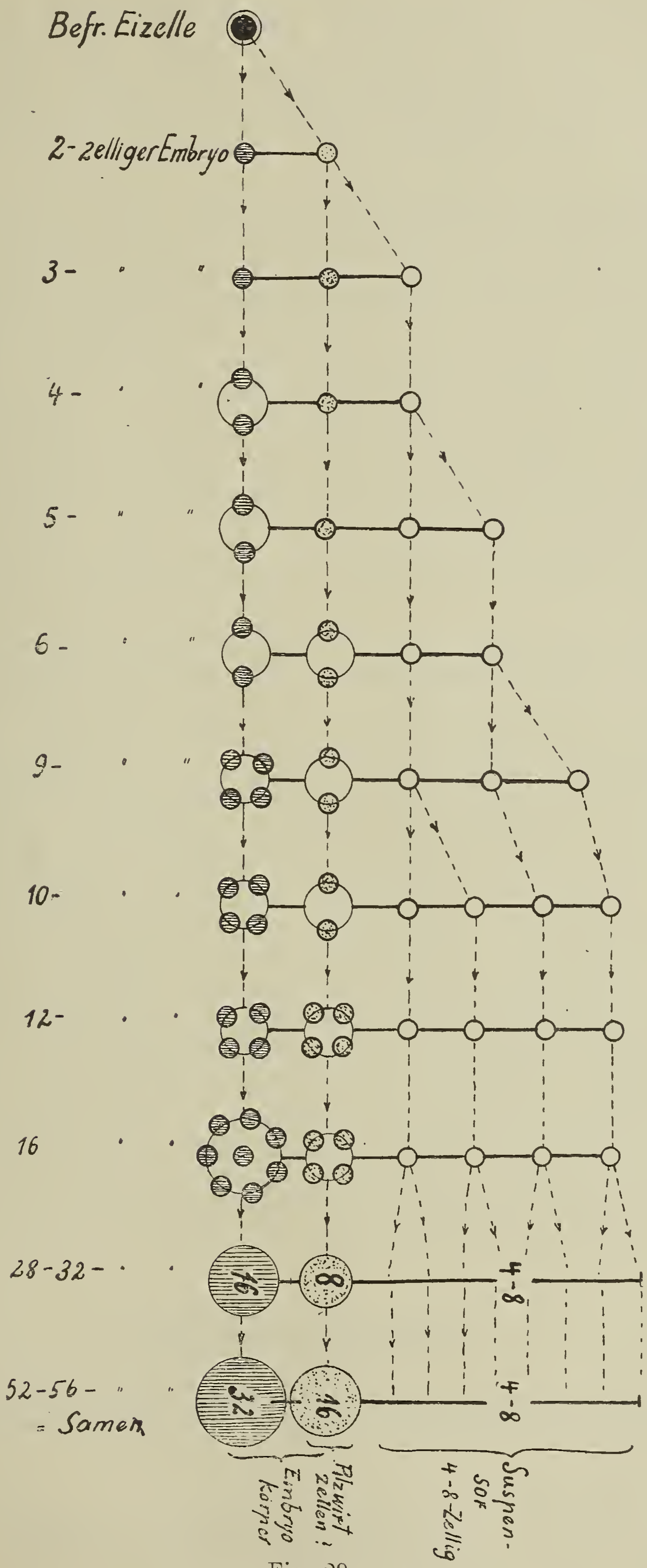

Befr. Eizelle
2-zelliger Embryo
3- " "
4- " "
5- " "
6- " "
9- " "
10- " "
12- " "
16 " "
28-32- " "
52-56- " "
= Samen
16
8
4-8
32
16
4-8
Embryokörper
Pilzwirtzellen!
Suspensor
4-8-zellig

Fig. 29.
Schema zur Entwicklung des Embryos.

52—56 zellig[1]) wird (Fig. 28, *3*). In diesem Stadium ca. 4 Wochen nach der Bestäubung beendigt der Embryo seine Entwicklung: die Anlage ist zum Samen geworden. Die Zellen des Embryokörpers werden mit Reservestoffen vollgepfropft; der Suspensor schrumpft darauf zusammen und zieht sich in die Testa zurück (Fig. 28, *5*).

Im Anfang der Entwicklung des Embryo wird der sekundäre Embryosackkern, der zweite Spermakern und die Antipoden allmählich aufgenommen (Fig. 26, *1—8*). Ihre Degeneration macht sich in ihrem starken Tinktionsvermögen geltend. Nachher greift die Resorption auch auf die Hüllschichten des Embryosackes über, und nachdem der Embryo durch den Suspensor in direkte Verbindung getreten ist mit der Plazenta, ist der Nucellus, das innere Integument, und die innere Schicht des äußern Integumentes aufgenommen worden. Die Zellen der äußern Schicht haben ihr Protoplasma gleichfalls verloren; die Außenwände sind verschwunden, während Innen- und Seitenwände stark verdickt sind und treppenförmige Verdickungsleisten zeigen (Fig. 28, *4*). Der Bau der Testa erklärt die bekannte Unbenetzbarkeit des Orchideensamens[2]).

Über die Gliederung des morphologisch einheitlichen Embryokörpers möchte ich abschließend folgende theoretische Erwägungen anstellen: Aus der Biologie des keimenden Samens tropischer Orchideen ist ihre Pilzsymbiose eine bekannte Tatsache. Wenn auch die Bestätigung dieser Erscheinung für die einheimischen Orchideen noch aussteht, so ist doch an ihrem ähnlichen Verhalten nicht zu zweifeln. Nach Burgeff[3]) erfolgt der Eintritt der Mykorrhiza in den Samen durch den Suspensor und befälllt die darunter liegenden Zellen. Nach seinen Abbildungen von *Laelio-Cattleya* sind es ungefähr ein Drittel der Zellen des Embryokörpers, die als Pilzwirtzellen fungieren. Auf *Himantoglossum* bezogen, würden diese Zellen nach ihrer Anzahl und Lage der Zellgruppe entsprechen, die als Stammzelle die mittlere Zelle des dreizelligen Embryos besitzt (vergl. Schema Fig. 29: die Suspensorzellen sind durch leere Kreisflächen markiert; Pilzwirtzellen punktiert, die übrigen des Embryokörpers schraffiert). Es ist also morphologisch die Möglichkeit einer frühzeitigen Lokalisierung dieses biologisch so wichtigen Faktors vorhanden, die Fähigkeit der Pilzbewirtung oder, genetisch gesprochen, die Unfähigkeit der Pilzinfektion zu widerstehen.

Zusammenfassung.

1. Die Anlage der Blütenorgane in entsprechenden Kreisen erfolgt ungleichzeitig; die Abnormität scheint

---

[1]) Diese theoretisch ermittelte Zahl stimmt mit der aus einem Querschnitt berechneten überein.

[2]) Burgeff, Die Wurzelpilze der Orchideen. Jena 1909.

[3]) Burgeff, Die Anzucht tropischer Orchideen aus Samen. Jena 1911.

durch die Deckblattanlage mechanisch verursacht zu sein.

2. Die Anlage der Staminodien ist ursprünglich medio-dorsal. Ihre Lage ist für das Diagramm nicht einwandfrei zu verwenden.

3. Die Bewegung der Pollinarien ist eine Transpirationserscheinung. Sie erfolgt durch das Zusammenziehen, Schrumpfen der Rückseite der Caudiculabasis. Die Caudicula entsteht aus dem Tapetum; in der sich kontrahierenden Zone ist sie durch Wandschichten und Epidermis verdickt.

4. Der Rostellumfortsatz ist ein wohlausgebildetes Leitungsorgan. Seine physiologische Bedeutung besteht in genügendem Feuchthalten der Caudiculabasis und der Klebdrüse, um die Auslösung der Bewegung und das Eintrocknen der Klebmasse zu verhüten. Dieses physiologische Moment erklärt auch die Form des Rostellumfortsatzes.

5. *Himantoglossum* besitzt in der geschlechtlichen Generation 12 Kurz-Chromosomen.

6. Bei der Teilung des Pollenkernes tritt vor der Einordnung der Chromosomen in die Äquatorialplatte Zweiteilung ein.

7. Die Teilung des generativen Kerns erfolgt im Pollenschlauch ca. 12 Stunden nach der Keimung. Die Ausbildung einer Spindel findet nicht statt.

8. Die Bestäubung beschleunigt die Entwicklung der Samenanlage.

9. Die äußere Schicht des äußern Integumentes bildet mit den dorsalen Funiculuszellen die Samentesta.

10. Bei der Befruchtung tritt mit den Spermakernen Pollenschlauch-Cytoplasma in den Embryosack.

11. Eine Doppelbefruchtung findet gewöhnlich nicht statt; der 2. Spermakern bleibt in der Nähe der Synergiden stecken und wird wie der sec. Embryosackkern und die Antipoden durch den Embryo aufgenommen.

12. Die Entwicklung des befruchteten Eikerns setzt direkt nach der Verschmelzung ein.

13. Der dreizellige Embryo ist der Ausgangspunkt der morphologischen und biologischen Differenzierung des Samens. Aus der obersten Zelle entsteht der Suspensor; aus den beiden untern der Embryokörper. Es ist möglich, daß die Deszendenten der mittleren Zelle als Pilzwirtzellen prädestiniert sind.

14. Bei der Teilung der Suspensorzellen sind in den Spindelpolen centrosomenähnliche Körper zu beobachten.

Hydropoten an Wasser- und Sumpfpflanzen.

Von

Franz Mayr.

Mit 13 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Es ist eine allgemein herrschende Ansicht, daß die Wasserpflanzen in höherem oder geringerem Maße die Fähigkeit besitzen, mit der ganzen Epidermis ihrer Sproßteile gleichmäßig Wasser und Nährlösung aufzunehmen. Meine Untersuchungen haben indes ergeben, daß diese Annahme nicht in vollem Maße zutreffend ist, sondern daß es vielmehr eine große Anzahl von Wassergewächsen gibt, bei welchen nur bestimmte Zellen in der Epidermis des Sproßsystems im Gegensatz zum übrigen Hautgewebe dazu befähigt werden, Wasser und gelöste Stoffe in größerer Menge ins Innere der Pflanze eintreten zu lassen. Diese Zellen treten in der Regel zu größeren oder kleineren Gruppen zusammen und bedecken in einigen extremen Fällen sogar ganze submerse Blätter, wobei sie aber dann nicht auch in gleicher Weise an den Achsen derselben Arten vorkommen. So entstehen im allgemeinen deutlich umgrenzte, organartige Gebilde, welche je nach der Pflanzenart und je nach dem Orte ihres Auftretens sehr verschiedene Gestalt und Größe besitzen und die ich ihrer Funktion entsprechend mit dem Namen „Hydropoten“, d. h. Wassertrinker bezeichnet habe.

In vorliegender Arbeit sollen die Hydropoten speziell im Bereiche der Angiospermen des näheren behandelt werden, wozu die einschlägigen Untersuchungen im Jahre 1913 zum größten Teile im botanischen Institute zu Erlangen ausgeführt wurden.

Für freundliche Unterstützung bei der Arbeit sei hiermit Herrn Professor Dr. H. Solereder, Erlangen, mein verbindlichster Dank entrichtet. Auch ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geheimrat Professor Dr. L. Radlkofer, München, sowie Herrn Professor Dr. H. Glück, Heidelberg, für gütige Überlassung von Untersuchungsmaterial bestens zu danken.

Die Hydropoten.

I. Kapitel.

Allgemeines.

Kurze Charakterisierung der Hydropoten.

Eine Hydropote besteht in seltenen Fällen aus einer, in der Regel aus mehreren oder vielen Zellen und hebt sich äußerlich meist nur wenig, häufig gar nicht von dem sie umgebenden Gewebe ab. Ihr wichtigster Bestandteil gehört der Epidermis an, und bei einer Reihe von Pflanzen sind diese Organe überhaupt nur aus Epidermis-Zellen gebildet. Daneben gibt es aber sehr viele andere Gewächse, bei denen auch eine, seltener zwei oder drei subepidermale Zellschichten ganz oder teilweise in den Hydropotenapparat einbezogen werden können.

Jede Zelle einer Hydropote — wir wollen sie Hydropotenzelle nennen — ist durch ganz bestimmte Merkmale von den entsprechenden Zellen des übrigen Gewebes unterschieden.

Die Hydropotenepidermiszellen in erster Linie sind vor allem dadurch ausgezeichnet, daß ihre Kutikula derartig chemisch verändert ist, daß sie Wasser und Salzlösungen leicht diffundieren läßt und auch ihre Widerstandsfähigkeit gegen mechanische Einflüsse meist in hohem Maße verloren hat. Infolgedessen geht sie bei vielen Pflanzen an den älteren Hydropotenzellen gänzlich zu grunde und fehlt schließlich oft auf große Strecken der Epidermis hin vollständig.

Die chemischen Reaktionen, durch welche sich die metamorphosierte Kutikula von der normalen unterscheidet, bestehen in der Hauptsache darin, daß sich erstere in einer alkoholischen Lösung von Sudan III nicht rot, sondern nur leicht orange färbt und daß sie in Eau de Javelle langsam löslich ist.

Wo diese Umwandlung der Kutikula vor sich geht, ist auch stets der darunterliegende, ursprünglich nur aus Zellulose bestehende Teil der Außenwände chemisch verändert. Die nämliche Erscheinung findet sich, oft allerdings in etwas geringerem Maße, ebenso in den zugehörigen Seitenwänden und erstreckt sich sehr häufig noch auf die Innenwände der Epidermis und auf die Wandungen der subepidermalen Zellen in der Hydropote. In all diesen Membranen läßt sich eine Substanz nachweisen, die mit keinem der mir bekannten Stoffe der pflanzlichen Zellenmembrane identisch ist.

Sie stellt, wie im Kapitel IV dieser Abhandlung gezeigt werden soll, offenbar nicht ein einfaches chemisches Umwandlungsprodukt der Zellulosewand dar, sondern wird sehr wahrscheinlich als selbständiger Stoff zwischen die Zelluloseteilchen der Wand eingelagert und soll daher im Folgenden nur als Imprägnierungssubstanz oder einfach als „Substanz“ bezeichnet werden.

Ihre wichstigsten chemischen Eigenschaften sind folgende: Sie ist unlöslich in heißer konz. Schwefelsäure, dagegen nicht unschwer löslich in Eau de Javelle, ziemlich leicht löslich in 50% Chromsäure und bei mehrtägigem Verweilen auch löslich in konz. Salpetersäure und Königswasser. Heiße konz. Kalilauge färbt gelb, bleibt aber sonst ohne sichtbare Einwirkung. Jod und Schwefelsäure geben bräunlichgelbe Färbung. Die Farbstoffe Fuchsin, Gentianaviolett und Anilinblau werden in großer Menge gespeichert, in geringerem Maße Eosin. Sudan III in alkoholischer Lösung färbt leicht orange, nicht aber rot, wie dies bei Kutin und Suberin der Fall ist.

Die natürliche Farbe der imprägnierten Membran ist meist hellgelblich, in älteren Blättern vielfach gelbbraun.

In physiologischer Hinsicht ist besonders wichtig, daß die mit der „Substanz“ imprägnierten Zellwände der Hydropoten eine verhältnismäßig große Festigkeit und Widerstandsfähigkeit besitzen, sowie daß sie für Wasser und Salzlösungen gut permeabel sind, sicher freilich nicht in dem hohen Grade als nicht imprägnierte Zellulosewände.

Der Inhalt der Epidermiszellen einer Hydropote besteht aus einer ganz besonders reichlichen Menge von Protoplasma, in welchem sich an den grünen Pflanzenteilen oft auffallend viele, ziemlich kleine Chlorophyllkörner befinden, die aber im Gegensatz zu denen der übrigen Zellen fast nie nachweisbare Mengen von Stärke enthalten. Inhaltsstoffe, die als charakteristisch für die Hydropoten bezeichnet werden müßten, konnten in diesen Zellen nicht beobachtet werden.

Die Gestalt der Hydropoten-Epidermiszellen ist stets sehr einfach, fast ausnahmslos einfacher, als die der regulären Zellen derselben Lage. Sie sind, von der Fläche gesehen, verschiedenartig polygonal, auch rechteckig oder quadratisch, isodiametrisch oder seltener langgestreckt und besitzen gerade oder einfach gebogene, nur selten schwach undulierte Seitenränder. Ihre Flächenausdehnung ist mit einer einzigen Ausnahme viel geringer, als die der regulären Epidermiszellen in ihrer Umgebung, die Höhe ist manchmal geringer, manchmal größer wie bei letzteren, in den meisten Fällen aber ungefähr dieselbe. Die Außenwand der Zellen ist meist ziemlich dick, für gewöhnlich ein wenig dicker als an den übrigen Epidermiszellen, und ebenso verhalten sich sehr häufig die Seitenwände, wenigstens in ihrem äußeren Teile. Die Innenwände dagegen haben in der Regel normale Dicke.

Was die subepidermalen Hydropotenzellen anbetrifft, so kann von solchen im eigentlichen Sinne nur dann die Rede sein, wenn die unter der Epidermis einer Hydropote liegenden Zellen auch ganz oder teilweise von der „Substanz“ imprägniert sind oder wenn sie andere Gestalt besitzen als die entsprechenden Zellen ihrer Nachbarschaft. An ein und demselben

Blatte ist oft nur an den größeren Hydropoten eine eigene subepidermale Hydropotenzellschicht ausgebildet, während die kleineren eine solche vermissen lassen.

Im Gegensatz zu den Epidermiszellen sind die subepidermalen Zellen einer Hydropote meist sehr groß und weitlumig, häufig sogar größer als die regulären Zellen derselben Schicht und stoßen, was auch charakteristisch ist, in der Regel ganz lückenlos aneinander. Ihre Gestalt ist in der Flächenansicht einfach, polygonal, rechteckig oder quadratisch, auch mehr oder weniger abgerundet, die Wände sind meist ziemlich dünn und ringsum oder in den der Epidermis zugekehrten Teilen mehr oder weniger stark imprägniert. Im Inneren befinden sich große Vakuolen und ein Plasmaschlauch, der neben dem Zellkern häufig auch Chloroplasten und Stärkekörner, beide aber nie in größerer Menge einschließt. Im übrigen weichen diese Zellen nicht von denjenigen ihrer Umgebung ab und der einzige nachweisbare Unterschied gegenüber den letzteren besteht in manchen Fällen, wie schon oben angedeutet, ausschließlich in der Inprägnierung ihrer Wände.

Die epidermalen und damit auch die hypodermalen Hydropoten-Zellen schließen sich nun, wie schon in der Einleitung kurz erwähnt wurde, in der mannigfaltigsten Weise zu größeren oder kleineren Gruppen und Verbänden aneinander. Vielleicht die primitivste Art dieses Zusammenschlusses, die sich nur bei Monokotylen findet, besteht darin, daß sie lange, oft sehr schmale, häufig schwach vorgewölbte Züge oder Streifen bilden, welche zumeist größere Nerven von Blattstielen und Spreiten oder auch Blattränder begleiten, soweit diese Organe mit Wasser in Berührung stehen, seltener unabhängig von der Nervatur an submersen langgestreckten Achsen verlaufen. Diese Typen sollen mit dem Namen „lange Hydropoten“ bezeichnet werden, aus denen sich indes die „Randhydropoten“ wieder als eine besondere Form herausheben.

Ihnen gegenüber stehen die „kurzen Hydropoten“, welche, wie der Name andeutet, bei typischer Ausbildung als mehr oder weniger isodiametrische Gruppen in die Erscheinung treten und sowohl bei Monokotylen wie auch in einigen Familien der Dikotylen vorkommen. In der ersteren Pflanzengruppe zeigen sie in ihren Auftreten in der Regel ebenso wie auch die langen Hydropoten gewisse lokale Abhängigkeit von der Nervatur der Blattspreiten, an denen sie sich hier ausschließlich finden; nur bei einigen wenigen Arten (bei *Hydrocleïs Commersoni* und *Damasonium alisma)* nehmen sie ihren Platz mit besonderer Vorliebe an den subepidermalen Milchsaftgängen, welche hier an der Unterseite der Schwimmblätter ein reich verzweigtes Netzwerk bilden. Bei den Dikotylen ist die Art des Vorkommens der kurzen Hydropoten je nach den Gattungen eine verschiedene; bei *Trapa natans* liegen sie nur unterseits in den Areolen der Schwimmblätter; bei *Myriophyllum spicatum* gleichmäßig zerstreut an der untergetauchten Achse; bei *Limnanthemum* endlich an allen schwimmenden oder submersen Teilen der Pflanze, ohne irgend welche Beziehung zu

Nerven oder sonstigen Organen im Innern des Gewebes aufzuweisen.

Sämtliche kurzen Hydropoten liegen entweder ganz in der Ebene der regulären Epidermis oder treten in mäßiger Wölbung über dieselbe hervor; nur in ganz seltenen Fällen bilden sie eine flach-muldenförmige Vertiefung. Ihre Zahl an den einzelnen Pflanzenteilen ist in der Regel eine sehr große.

Hydropoten, welche in verschiedener Hinsicht eine Art Zwischenstellung zwischen langen und kurzen einnehmen, finden sich an der Winterknolle von *Sagittaria sagittifolia*, wo sie meist längliche erhöhte Punkte von gelblicher Farbe in einer bläulichen Epidermis bilden.

Während an Schwimmblätterspreiten, welche kurze und lange Hydropoten besitzen, immer noch der größere Teil der unterseitigen Epidermis regulär bleibt, stellt nun die schwimmende Spreite von *Potamogeton natans* einen Fall dar, bei welchem alle Zellen der genannten Epidermis Hydropoten-Charakter tragen. Und schließlich gibt es auch einige submerse Gewächse, deren linealische oder zerschlitzte Blätter bis auf geringe Teile ringsum von Hydropotenzellen bedeckt sind, bei denen also jedes ausgewachsene Blatt in seiner ganzen Oberfläche gewissermaßen eine einzige große Hydropote bildet. Diese Erscheinung fand ich bei *Alisma graminifolium f. angustissimum,* bei *Ranunculus fluitans*, *R. aquatilis* und *R. divaricatus,* bei *Myriophyllum spicatum* und bei *Ceratophyllum demersum.*

Wie dies teilweise bereits aus den bisherigen Ausführungen hervorging, finden sich typische Hydropoten fast ausschließlich an solchen Pflanzenteilen, die mit Wasser in ständiger Berührung stehen, also an der Unterseite von Schwimmblättern, an den verschiedensten submersen Blattorganen (auch an Kelchblättern) und an submersen Achsen. Sobald aber derartige Teile, welche die Fähigkeit haben, Hydropoten zu tragen, schon in jungen Stadien über die Wasserfläche sich erheben, oder auch bei Landformen jener hier in Betracht kommenden Gewächse, die sonst nur submerse oder schwimmende Blätter besitzen, gelangen die Hydropoten in viel geringerem Maße zur Entwicklung, als dies beim Wasserleben der Fall ist.

An echten Luftblättern konnte ich bisher nur an verschiedenen, zu den Alismataceen gehörigen Sumpfpflanzen (bei mehreren Echinodorus- und einigen Sagittariaarten) kleine kurze Hydropoten in relativ geringer Zahl entdecken.

Die physiologische Bedeutung der Hydropoten kann, wie in Kapitel V dieser Abhandlung eingehend dargelegt werden wird, nur in der Aufnahme von Wasser und Nährlösung gesucht werden. Erwähnt soll hier lediglich folgende Erscheinung werden, da auf dieselbe im Kommenden sehr häufig Bezug genommen werden muß. Legt man ein lebendes Blatt einer Hydropotenpflanze in eine wässerige Lösung von Fuchsin, Gentianaviolett, Eosin, Anilinblau oder anderen ähnlichen Farbstoffen, so erscheinen in kurzer Zeit sämtliche Hydropoten in ihrem ganzen Umfange deutlich gefärbt, während dies bei den regulären Epidermiszellen nicht der Fall ist. Es beruht dies darauf, daß der Farbstoff von außen her in sämtliche imprägnierte Zellwände eindringt und sogar nach einiger Zeit auch in das Innere der Epidermiszellen der Hydropoten eingesogen wird. Es ist dies ein ganz vortreffliches Hilfsmittel, um an einer Pflanze Art und Verteilung der Hydropoten zu studieren, und läßt sich sogar auch bei bereits getöteten Pflanzen mit Erfolg anwenden.

Über die metamorphosierte Kutikula der Hydropotenzellen und über die Imprägnierungssubstanz werden speziell die Kapitel III und IV der Arbeit eingehend handeln, worauf ich schon an dieser Stelle ausdrücklich hinweisen möchte. Im Kommenden soll nun aber vorerst die Morphologie der einzelnen Hydropotentypen des näheren betrachtet werden.

II. Kapitel.

Spezielle Morphologie der einzelnen Hydropoten-Typen.

I. Lange Hydropoten.

Als lange Hydropoten sollen all diejenigen zusammengefaßt werden, die nach Färbung mit Fuchsin oder ähnlichen Farbstoffen fast stets schon makroskopisch als schmale Striche oder Streifen in die Augen springen und sich dadurch auszeichnen, daß ihre Zellen meist sehr gleichmäßig in Längsreihen hintereinander angeordnet sind und in der Regel kurz- bis langrechteckigen Umriß mit vorwiegend graden Seitenrändern besitzen. Die Länge dieser Hydropoten schwankt zwischen wenigen Millimetern und vielen Zentimetern, ja sogar mehr als meterlang können dieselben werden; die Breite beträgt nur ganz selten bei besonders langen Hydropoten einen vollen Millimeter, für gewöhnlich mißt sie nur Bruchteile eines solchen.

Typische lange Hydropoten fand ich nur bei Monokotylen. Es gibt sogar eine große Anzahl von Blättern, Blattstielen oder Stengelteilen bei Pflanzen dieser Gruppe, an denen überhaupt nur lange Hydropoten vorhanden sind. Hierher gehören aus der Familie der Alismataceen fast ausnahmslos sämtliche submersen Bandblätter und Niederblätter, alle submersen Teile von Blattstielen und Blütenstengeln, soweit ich die genannten Organe bisher auf Hydropoten untersuchte, sowie auch die Ausläufer von *Sagittaria sagittifolia* bis zur Knolle. Ausschließlich lange Hydropoten finden sich ferner an den Blattstielen und den submersen Achsen der Butomacee *Hydrocleis Commersoni*[1]) und an den Stielen des submersen Blattes von *Aponogeton ulvaceus*.

---

[1]) Bezüglich der Nomenklatur siehe Anhang I!

a. Lange Hydropoten an Blattnerven.

α. Ihre allgemeine Verbreitung und ihre Verteilung am einzelnen Blatte.

Von allen langen Hydropoten besitzen die weitaus größte Verbreitung jene, welche größere oder auch kleinere Nerven von Blattstielen sowie Nerven 1. Ordnung von Blattspreiten begleiten. Sie finden sich in erster Linie an den oben angeführten Blättern und Blatteilen, an denen nur lange Hydropoten auftreten, und außerdem traf ich sie an der Unterseite von allen mir bisher bekannt gewordenen Schwimmblattspreiten der Alismataceen, sowie am Schwimmblatt von *Hydrocleïs Commersoni* und an der submersen Blattspreite von *Aponogeton ulvaceus.*

Wo die Nerven 1. Ordnung in den Spreiten nahe der Blattspitze schwächer werden, lösen sich die langen Hydropoten häufig in kleinere Stücke auf, die durch ihre Gestalt und in bezug auf Form und Anordnung ihrer Zellen nicht selten Übergänge zu den kurzen Hydropoten bilden. Andererseits sind ebenso an den dickeren Teilen der Nerven die langen Hydropoten oftmals in kürzere oder längere Stücke geteilt, doch zeigen in diesen die Zellen in der Regel ganz dieselbe Gestalt und Aneinanderreihung als bei den kontinuierlichen langen Hydropoten, so daß hier nicht wie oben von Übergängen zu kurzen Hydropoten im eigentlichen Sinne gesprochen werden kann.

An Nerven 2. oder 3. Ordnung der Spreiten konnte ich nie typische lange Hydropoten konstatieren.

Die primitivsten Blätter, an denen ich lange Hydropoten an den Nerven fand, sind die submersen Bandblätter gewisser Alismataceen, nämlich von *Elisma natans, Sagittaria sagittifolia, S. natans, S. pugioniformis* und *S. graminea* var. *Chapmani.* Bei der erstgenannten Art *Elisma natans,* deren submerse Bandblätter nur sehr geringe Breite besitzen, beobachtete ich an besonders kräftig entwickelten Blättern unterseits am obern Teile des Hauptnerven eine bis zur Spitze hin sich erstreckende Hydropote, von der indes bei schwächeren Blättern jegliche Spur fehlte. — Bedeutend zahlreicher und regelmäßiger sind Hydropoten der Nerven 1. Ordnung an den viel größeren submersen Bandblättern der genannten Sagittariaarten entwickelt. Bei *Sagittaria sagittifolia* beginnen dieselben unterseits als schmale Streifen in der Regel an der Basis des Blattes und folgen, zum Teil ohne auszusetzen, den 5—7 großen Nerven 1. Ordnung bis an die Spitze, wobei jeder derselben nur immer eine Hydropote trägt. Sehr große Tiefwasserblätter besitzen auch an der Blattoberseite spärlich lange Hydropoten, die vom Blattgrunde an mit vielen oft sehr großen Unterbrechungen teilweise bis in den oberen Teil des Blattes emporsteigen. So besaß ein ca. 120 cm langes und 1,6 cm breites Bandblatt oberseits an der Basis 6 sehr schmale Hydropoten nebeneinander, von denen einige über kleinen Nerven im häutigen Teil der Scheide lagen. In der Mitte des Blattes traten nur noch an den drei stärksten Nerven stellenweise lange Hydropoten auf, und nur am Hauptnerven fanden sich noch im obersten Viertel des Blattes hintereinander einzelne, bis einige Zentimeter lange Hydropotenstücke.

Bei *Sagittaria natans* verhalten sich die Bandblätter ungefähr ebenso wie gleichgroße analoge Blätter von *Sagittaria sagittifolia*.

Zahlreicher als selbst bei den großen Bandblättern der letztgenannten Art sind die langen Hydropoten an jenen von *Sagittaria pugioniformis* und *S. graminea* var. *Chapmani* (= *S. Chapmani* Mohr), von welchen ich aus dem Botanischen Garten zu München lebendes Material zur Untersuchung erhielt.

Die mir zur Verfügung gestandenen Blätter von *S. pugioniformis* besaßen eine Länge bis zu 25 cm und eine Breite bis 1,7 cm, die von *S. Chapmani* waren bis 35 cm lang und ca. 1,6 cm breit, die Dicke war in jedem Falle eine verhältnismäßig sehr beträchtliche.

Im Gegensatze zu *S. sagittifolia* befanden sich bei beiden Arten an dem vorliegenden Materiale unter der ober- wie unterseitigen Epidermis, meist nur durch eine Zellschicht von dieser getrennt, zahlreiche kleine periphere Gefäßbündel 1. Ordnung, die unter sich parallel in mäßigen Abständen von einander gegen die Spitze emporzogen. Ihnen folgten namentlich an der Unterseite des Blattes fast ebenso viele lange Hydropoten, die bereits an der Basis einsetzten, aber nur zu einem relativ kleinen Teil die Spitze erreichten. So zählte ich bei *S. pugioniformis* am Blattgrunde unterseits bis zu 19 Hydropoten, von denen sich beiderseits je 3 auf dem häutigen Teil der Scheide befanden; am breitesten Teile des Blattes über der Mitte waren noch 9 Hydropoten vorhanden, und von diesen gelangten ungefähr 5 zur Spitze. Bei *S. Chapmani* fand ich an der Basis unterseits 16 Hydropoten, von denen je 2 zu beiden Seiten auf die Scheide entfielen, in der Mitte des Blattes waren es 10, an der Spitze 1—5 Hydropoten. Einige Hydropoten verliefen bei beiden Arten, namentlich bei *S. pugioniformis*, kontinuierlich von dem Blattgrunde bis zur Spitze, die anderen erlitten besonders gegen ihr Ende zu häufig kürzere oder längere Unterbrechungen.

An der Blattoberseite traten bei *S. pugioniformis* im Scheidenteile 5—6 sehr schmale Hydropoten auf, von welchen aber nur eine einzige das obere Viertel des Blattes erreichte. Bei *S. Chapmani* beobachtete ich oberseits an der Basis nur 3 Hydropoten, von denen die mittlere bis in die obere Hälfte des Blattes hinauf zog. Hierbei muß aber erwähnt werden, daß, wie die Spaltöffnungsverhältnisse zeigten, bei beiden Arten die untersuchten Blätter mit ihrem oberen Ende entweder auf der Wasseroberfläche schwammen oder vielleicht sogar teilweise frei in die Luft ragten.

Mannigfaltiger als an den Bandblättern ist der Verlauf der langen Hydropoten an den in Stiel und Spreite differenzierten Schwimmblättern der Alismataceen.

Caldesia parnassifolia besitzt an dem dünnen, im Querschnitt dreikantigen Blattstiele an jeder der 3 Kanten, in welchen sich auch stets je ein kleines Gefäßbündel hinzieht, eine schmale Hydropote. Die an den beiden seitlichen Kanten gelegenen scheinen nie zu fehlen und erstrecken sich fast ohne Unterbrechung von der Basis bis unmittelbar an die Spreite. Die Hydropote an der unterseitigen Kante dagegen ist an sehr zarten Blattstielen erst im obersten Teile zu entdecken, ist aber sonst regelmäßig an dem größten Teile des Stieles vorhanden und setzt sich auch in die Spreite hinein ohne Unterbrechung fort. Eine vierte schmale Hydropote tritt gelegentlich an stärkeren Stielen auch oberseits über dem Mittelnerven auf, endigt aber dann stets schon mehrere Zentimeter unter der Spreite. In dieser selbst zieht sich an allen Blättern von mittlerer Größe die Verlängerung jener Hydropote, die am Stiele die untere Kante einnimmt, ohne auszusetzen, als gleichmäßiger schmaler Streifen unterseits an der Mittelrippe hin und endigt erst an der Apikalöffnung der Blattspitze. Auch die seitlichen 4—10 Nerven 1. Ordnung[1]) besitzen ganz ähnliche Hydropoten, welche unmittelbar am Blattgrunde selbst oder 0,5 bis 2 mm über denselben beginnen und ebenfalls in der Regel erst an der Apikalöffnung zugleich mit den Nerven ihren Abschluß finden. Kurze Unterbrechungen der Hydropoten sind namentlich an den randlichen Nerven hie und da anzutreffen.

Eine unmittelbare Abzweigung dieser Hydropoten nach Nerven 2. Ordnung hin kann hier wie auch bei den langen Hydropoten der übrigen hierher gehörigen Arten nirgends beobachtet werden.

Ein wenig anders als bei *Caldesia* liegen die Verhältnisse beim Schwimmblatt von *Sagittaria sagittifolia*. Vor allem ist hier die Zahl der langen Hydropoten, welche den rundlich-dreikantigen oft mehr als meterlangen Blattstiel begleiten, eine ganz erheblich größere. Drei relativ breite Hydropoten ziehen sich von der Basis bis nahe unter die Spreite ohne Unterbrechung an den 3 abgerundeten Kanten des Stieles hin, zahlreiche andere (bis zu 11 beobachtet) finden sich auf den drei schwach gewölbten Seiten, alle über größeren oder kleineren peripheren Nerven. Die zuletzt genannten, oft sehr schmalen Hydropoten sind zum Teil in jeder Beziehung den Hydropoten der Kanten ähnlich, zum größeren Teil aber erleiden sie häufig längere oder kürzere Unterbrechungen. Sämtliche laufen unter sich parallel dem Stiel entlang (ohne Anastomosen zu bilden) und endigen in der Regel einige Zentimeter unter der Spreite, wobei sie sich aber erst in kurze Reihen von strich- oder punktartig entgegentretenden Hydropoten auflösen. Der oberste Teil des Stieles ist meist auch frei von solchen.

An dem starken Mittelnerven der Spreite setzt nicht gleich wieder eine kontinuierliche Hydropote ein. Es treten nur längere und kürzere, strich- oder punktförmige Gruppen von Hydropotenzellen auf, welche sich in ziemlich großer Zahl über die Rippe verteilen und deren Zellen genau dieselbe Gestalt und Anordnung besitzen als die der eigentlichen langen Hydropoten. Erst im obersten stark verjüngten Teile des Nerven vereinigen sich bei vielen Blättern diese Gruppen zu einem gemeinsamen Streifen. Die seitlichen Nerven 1. Ordnung können sich im unteren breiten Teile ganz ebenso wie die Mittelrippe verhalten, im allgemeinen aber gilt als Regel, daß dieselben von unten an bis zu ihrer Endigung fast ununterbrochen von je einer schmalen langen Hydropote begleitet werden.

---

[1]) Als seitliche Nerven 1. Ordnung bezeichne ich jene Nerven, die sich an parallelnervigen Blättern zu beiden Seiten des Hauptnerven parallel zu diesem von der Basis des Blattes bis gegen die Spitze hinziehen.

Bei *Damasonium alisma* ist an Schwimmblättern von mittlerer Größe der Verlauf der langen Hydropoten an den Nerven 1. Ordnung im wesentlichen fast ebenso wie bei *Sagittaria*. Der Stiel ist von der Basis an bis nahe an die Spreite von zahlreichen kräftigen langen Hydropoten umgeben, an der Mittelrippe der länglich eiförmigen Spreite setzt eine kontinuierliche Hydropote meist erst in einiger Entfernung über der Basis ein, während die seitlichen Nerven 1. Ordnung vom Blattgrund bis zur Spitze sehr schöne kontinuierliche Hydropoten besitzen.

Ganz analog verhält sich ferner auch bezüglich der langen Hydropoten sowohl Stiel wie Spreite typischer Schwimmblätter von *Alisma Plantago*, die allerdings nur unter besonders günstigen äußeren Verhältnissen auftreten.

Der rundlich-zweikantige Blattstiel von *Elisma natans* besitzt lediglich zwei lange Hydropoten, welche an den stark abgerundeten Kanten über den seitlichen Gefäßbündeln von der Basis bis nahe unter die Spreite hin verlaufen. An der Unterseite der eiförmigen Schwimmblattspreite fehlen nicht nur am Hauptnerv, sondern auch an den seitlichen Nerven 1. Ordnung durchgehende lange Hydropoten, es ziehen sich vielmehr an jedem einzelnen Nerven mehrere kürzere hintereinander hin, welche durch größere oder kleinere Strecken getrennt werden.

Ähnlich wie bei *Elisma* treffen wir häufig unterbrochene lange Hydropoten von Nerven 1. Ordnung auch an den Schwimmblattspreiten der tropischen Alismataceen *Lophotocarpus guyanensis* var. *typicus*, var. *madagascariensis* und var. *lappula* sowie von *L. Seubertianus*, deren Blätter rundliche bis breit-eiförmige Gestalt mit tief herzförmigem Grunde und mehr oder weniger spitzen Basalzipfeln besitzen.

An die besprochenen Alismataceen schließt sich bezüglich der langen Hydropoten an den Nerven eng die Butomacee *Hydrocleïs Commersoni* (Fig. 8, S. 317) an. Der im Querschnitt rundliche, ca. 7—15 cm lange Blattstiel ist von der Basis an ringsum von ziemlich zahlreichen (bis 9 beobachtet), relativ breiten Hydropoten besetzt, welche, zum Teil ohne auszusetzen, bis nahe an die Spreite hinanreichen, wo sie teils enden, teils sich verjüngen. Die letzteren — bis zu 5 an der Zahl — treten auf die ziemlich stark vorgewölbte, breite (luftführende) Mittelrippe der Blatt-Unterseite über. Die mittelste Hydropote ist in der Regel die stärkste und verläuft meist ohne Unterbrechung auf der Mitte der Rippe bis zur Blattspitze, die übrigen finden schon viel früher ihr Ende. Sehr schöne kontinuierliche schmale Hydropoten befinden sich ferner an den 6 seitlichen Nerven 1. Ordnung. Sie beginnen ca. 0,5—2 mm über dem Blattgrunde und erstrecken sich in der Regel ohne auszusetzen bis an die Spitze empor.

Ein etwas anderes Bild bieten Verteilung und Größe der langen Hydropoten an den submersen Blättern von *Aponogeton ulvaceus*. Die Spreite derselben ist sehr dünn und von verkehrt-eiförmig-länglicher Gestalt, der Stiel zart, häufig etwas länger als die Spreite und von halb-stielrundem Querschnitt. Am Stiele ziehen sich von der Basis an längs der beiden Kanten zwei schmale Hydropoten hin, die namentlich im oberen Teile häufig Unterbrechungen erleiden und sich mit noch zahlreicheren Unterbrechungen in der Spreite unterseits an seitlichen Nerven 1. Ordnung fortsetzen. An der unteren konvexen Seite des Stieles treten in dessen oberer Hälfte gelegentlich einige lange Hydropoten von geringer Ausdehnung auf. An der unterseitigen Spreitenfläche fehlen lange Hydropoten auf der Mittelrippe, dagegen finden sich solche an allen seitlich davon hinziehenden Nerven 1. Ordnung. Sie erreichen hier indes nur selten die Länge von über 1 cm und folgen an den einzelnen Nerven in größeren oder kleineren Abständen als schmale Striche aufeinander. An der Blatt-Oberseite habe ich lange Hydropoten nirgends im Bereich der Hauptnerven, dagegen aber vereinzelt an den seitlichen Nerven 1. Ordnung gefunden. Sie sind meist kürzer und auch weniger zahlreich als die entsprechenden unterseitigen Hydropoten, verhalten sich im übrigen aber genau wie diese.

Blätter, die nur an ihrem Stiele lange Hydropoten besitzen, sind die „Luftblätter“ von *Alisma Plantago, Sagittaria sagittifolia, S. pugioniformis, S. chilensis, Echinodorus ranunculoides* und anderen Alismataceen, wobei als „Luftblätter“ nach dem Vorbilde von H. Glück solche Spreiten-Blätter bezeichnet werden sollen, die nur mit ihrem Stiele mehr oder weniger tief im Wasser stehen. Im allgemeinen ist an denselben die Anordnung der Hydropoten ganz ähnlich, wie es für den Stiel des Schwimmblattes von *Sagittaria* angegeben wurde, doch sind diese Organe hier hauptsächlich nur auf den submersen Teil beschränkt. Da die Stiele der „Luftblätter“ stets ganz beträchtlich dicker sind als die der Schwimmblätter, ist an ihnen für eine größere Zahl von Hydropoten Platz gegeben und auch die einzelnen Hydropoten können hier oft eine weit größere Breite erreichen. So konnte ich an einem ca. 9 cm breiten Querschnitt eines Stieles von *Sagittaria* über 20 Hydropoten zählen, von denen einige sogar die Breite von ungefähr 1 mm besaßen, weitaus die breitesten langen Hydropoten, die ich bisher beobachtet habe. Auch die großen häutigen Blattscheiden dieser Blätter tragen an ihrer Außenseite, sowie z. T. auch an der Innenseite, mehrere deutliche Hydropoten und zwar da, wo sich im Innern des dünnen Gebildes kleine Gefäßbündel hinziehen.

Erwähnt sei noch zum Schlusse, daß auch die häutigen, oft mehrere Zentimeter langen Niederblätter an den Ausläufern von *Sagittaria sagittifolia* an ihrer Außenseite zahlreiche sehr schmale lange Hydropoten besitzen. Diese treten zugleich mit kleinen Nerven an der breiten Basis in das Niederblatt ein oder nehmen erst in demselben ihren Anfang und setzen sich mit öfteren Unterbrechungen, teilweise konvergierend, bis zur Spitze fort. Sie scheinen alle kleinen Gefäßbündeln zu folgen und können manchmal die Länge von 1—2 cm erreichen.

β. Anatomie der langen Hydropoten an Blattnerven.

Wie in dem Vorgehenden mehrfach angedeutet wurde, können die langen Hydropoten an den Nerven recht verschiedene Breite besitzen. Dies findet seinen Ausdruck vor allem in der Anzahl der Längsreihen von epidermalen Hydropotenzellen, welche nebeneinander herlaufend die äußere Zellschicht der Hydropoten bilden. Diese Zahl ist bei ungefähr gleichgroßen Blättern derselben Art und von analogem Standort für analog gelagerte Hydropoten im allgemeinen sehr konstant, kann aber da, wo bedeutende Verschiedenheiten in der Größe einer Blattform möglich sind, auch, wie leicht begreiflich, beträchtlichen Schwankungen unterliegen.

So waren es an einem ca. 20 cm langen, 7 mm breiten Bandblatte von *Sagittaria sagittifolia* aus 50 cm tiefem Wasser in dem mittleren Teile mit großer Regelmäßigkeit 5—7 Zellenreihen, welche sich an den Nerven zu je einer langen Hydropote zusammenschlossen, bei einem anderen weit größeren Bandblatte derselben Pflanze von 97 cm Länge und 1,4 cm Breite aus 4 m tiefem Wasser traf ich dagegen unterseits 9—15 Zellreihen in den nämlichen Hydropoten.

Diejenigen, die sich an der Oberseite eines solchen großen Blattes befanden, setzten sich im Scheidenteile aus 3—6, oberhalb desselben nur aus 3 Zellreihen zusammen.

An den Bandblättern von *Sagittaria pugioniformis* besaßen die langen Hydropoten der Unterseite im mittleren Teile des Blattes 2—6, die der Oberseite 2—3 Zellreihen, diejenigen an der Unterseite des Bandblattes von *Sagittaria Chapmani* bestanden in derselben Blatthöhe aus 2—8 Reihen.

Für die Schwimmblätter von Alismataceen und *Hydrocleïs* ergaben sich an Blättern von mittlerer Größe die aus der folgenden Tabelle ersichtlichen Zahlen.

	Ort der Hydropote.	Durchschnittl. Zahl der epid. Zellreihen in einer Hydropote
Caldesia parnassifolia	1. Stiel: a) seitliche Kanten.	bis 7
	b) unterseitige Kante.	„ 4
	2. Spreite:	
	a) Hauptnerv.	2—6
	b) seitliche Nerven 1. Ordnung	2—4
Sagittaria sagittifolia	1. Stiel.	bis 15
	2. Spreite:	
	a) Hauptnerv, unterer Teil	„ 7
	b) seitliche Nerven 1. Ordnung	3—7
Damasonium alisma	Spreite: Nerven 1. Ordnung	3—4
Elisma natans	Spreite: Nerven 1. Ordnung	2—4
Lophotocarpus guyanensis var. *typins*	Spreite: Nerven 1. Ordnung	bis 8
Hydrocleïs Commersoni	1. Stiel	bis 9 u. darunter
	2. Spreite:	
	a) Hauptnerv, mittlere Hydropoten	bis 7
	b) Hauptnerv, seitliche Hydropoten	2—6
	c) seitliche Nerven 1. Ordnung	bis 7

An submersen Blättern mittlerer Größe von *Aponogeton ulvaceus* sah ich unterseits lange Hydropoten, welche bis 9 Zellenreihen breit waren, oberseits war die Breite etwas geringer. Die weitaus größte Zahl von Zellenreihen fanden sich in den breiten Hydropoten der „Luftblatt"-Stiele von *Sagittaria sagittifolia.* An dem 9 mm breiten Querschnitt vom unteren Teile eines solchen Stieles zeigten sich Hydropoten, welche nicht weniger als 30 Längsreihen von Epidermiszellen besaßen.

Von diesem letzteren Falle abgesehen, bestehen also die langen Hydropoten nach vorstehender Übersicht überwiegend aus verhältnismäßig wenig Längsreihen von Zellen, was im Vergleich zu der oft sehr bedeutenden Länge dieser Organe besonders zu beachten ist.

Entsprechend der Vorwölbung der Nerven, an denen die langen Hydropoten sich befinden, sind auch die letzteren in der Regel leicht gewölbt, und dies nicht nur an den Rippen der Spreiten, sondern auch an den flachen Seiten der stärkeren Stiele, wo vielfach noch eine besondere leichte Eigenwölbung der Hydropoten deutlich bemerkbar ist.

Noch größer als die Übereinstimmung in der allgemeinen Verteilung und Gestaltung ist jene, welche all die besprochenen Hydropoten im Bau ihrer einzelnen Epidermiszellen aufzuweisen haben. Wie schon an und für sich die Epidermiszellen, welche Nerven oder Stiele begleiten, mit ihrer meist einfach rechteckigen Gestalt unter sich große Ähnlichkeit zeigen, so noch mehr all' diejenigen derselben, welche zu Hydropotenzellen umgebildet wurden. Ihre Gestalt ist kurz- bis lang-rechteckig, oder einfach polygonal, wobei die Längswände (Radialwände) im allgemeinen genau in der Richtung des Nerven verlaufen, die Querwände aber häufig schief auf letzteren stehen. Die Seitenränder sind meist grade, nur ziemlich selten leicht gebogen, eine Erscheinung, die auch an solchen kleinen Nerven zu finden ist, wo die regulären Epidermiszellen schon unregelmäßige Gestalt mit leicht undulierten Seitenrändern angenommen haben, wie ich dies vor allem bei *Lophotocarpus guyanensis* und auch bei *Caldesia* beobachtet habe. Ganz schwach undulierte oder etwas stärker gebogene Seitenränder an einer typischen langen Hydropote fand ich nur stellenweise bei den breiten Hydropoten des „Luftblatt"-Stieles von *Sagittaria sagittifolia.*

Die Größe der Hydropotenzellen ist von der Fläche gesehen stets geringer als die der regulären Epidermiszellen der Nerven. Dies kommt dadurch zustande, daß die Mutterzellen der Hydropoten mehr Querteilungen oder mehr Längsteilungen erfahren als die der regulären Zellen. Sehr häufig ist der erste Fall allein gegeben, sodaß dann Hydropotenzellen und reguläre Zellen gleiche oder wenigstens annähernd gleiche Breite und nur verschiedene Länge besitzen, oft treten beide Fälle gemeinsam auf und nur sehr selten, wie stellenweise bei *Elisma natans, Lophotocarpus guyanensis* und am Bandblatte von *Sagittaria Chapmani*, findet der zweite Fall allein, nämlich nur eine Verschmälerung der Zellen statt. Freilich kann überdies ungleiche Ausdehnung auch zur Änderung des Größenverhältnisses beider Zellenarten beitragen. Folgende Tabelle zeigt Länge und Breite der Epidermiszellen der wichtigsten hierher gehörigen Hydropoten und ihnen soweit möglich gegenübergestellt die analogen Dimensionen regulärer Epidermiszellen analoger Lage. Die Werte sind hier wie in allen folgenden Tabellen in μ ausgedrückt.

	Ort der Zellen	Hydropotenzellen		reguläre Zellen	
		durchschnittl. Länge	durchschnittl. Breite	durchschnittl. Länge	durchschnittl. Breite
Sagittaria sagittifolia	Submerses Bandblatt (20 cm lang), Nerven 1. Ordnung, unterseits	55	25	—	—
S. pugioniformis	Submerses Bandblatt unterseits, Nerven 1. Ordn.	20 - 35	24	70-120	22—30
	oberseits Nerven 1. Ordn.	30—40	24	60	24
S. graminea var. *Chapmani*	Submerses Bandbl. unterseits, Nerven 1. Ordn.	45—90	12—25	bis über90	27 - 45
S. sagittifolia	Schwimmblattstiel	47	28	78	28
	Spreite, Hauptnerv	30	30—45	bis 195	30—45
	Spreite, seitliche Nerven 1. Ordn.	30 - 43	22—30	62	30
Caldesia parnassifolia	Stiel, seitliche Kanten	30	22—25	—	—
	Stiel, unterseitige Kante	30	22—25	bis 95	30
	Spreite, Hauptnerv	30 stellenw. nur 16	22—30	—	—
	Spreite, 1. seitlicher Nerv 1. Ordn.	30 - 43	16—20	—	—
Damasonium alisma	Spreite, Nerven 1. Ordn.	60—90	9—12		
Elisma natans	Stiel, Kanten	250	15	—	—
	Spreite, Nerven 1. Ordn.	47 - 60	9—16	90-125	16
Lophotocarpus guyanensis	Spreite, Nerven 1. Ordn.	75—125	12	90-125	25
Hydrocleïs Commersoni	Spreite, Hauptnerv	35	16	90	16
	Spreite, seitlicher Nerv 1. Ordn.	30	19	—	—
Aponogeton ulvaceus	Spreite, unterseitiger Nerv 1. Ordn.	15 - 35	6—9	90	9 - 12
Sagittaria sagittifolia	Stiel des „Luftblattes“	35—110	20—40	60-125	25—50

Am Stiele des „Luftblattes“ von *Sagittaria sagittifolia* sind, wie aus der Tabelle ersichtlich, die Zellen der Hydropoten (und auch die regulären Begleitzellen der Nerven) sehr großen Schwankungen unterworfen. Dies rührt daher, daß hier die unmittelbar über den Nerven liegenden Zellen in einer Hydropote in der Regel relativ lang und schmal sind, während die seitlich gelegenen Zellen, die auch noch zur Hydropote gehören, meist kurze und breite Formen besitzen. Ähnlich verhalten sich die regulären Epidermiszellen an den Nerven.

Die Höhe der Hydropotenzellen ist in der Regel dieselbe wie die der regulären Begleitzellen der Nerven oder nur ganz wenig höher.

Sie betrug an einem großen (97 cm langen) Bandblatte von *Sagittaria sagittifolia* an einem seitlichen Nerven 1. Ordnung ca. 25—30 μ, beim Bandblatte von *Sagittaria Chapmani* in den unterseitigen Hydropoten nur ca. 20 μ, an seitlichen Nerven 1. Ordnung bei Schwimmblättern von *Caldesia* 25—30 μ, von *Elisma* 22 μ, von *Hydrocleïs* 25 μ, beim „Luftblatt"-Stiel von *Sagittaria sagittifolia* 25—47 μ.

Die Außenwände der Hydropoten-Epidermiszellen sind in der Regel etwas dicker, manchmal, wie beim Bandblatte von *Sagittaria sagittifolia,* sogar fast um das doppelte als die der seitlich angrenzenden regulären Epidermiszellen. Die Kutikula ist an den sämtlichen beschriebenen langen Hydropoten in der Weise, wie eingangs angegeben, chemisch verändert, scheint aber nur ziemlich selten ganz zu schwinden. Die Seitenwände sind vielfach wenigstens in ihrem äußeren Teile verhältnismäßig ziemlich dick. Die Imprägnierungssubstanz findet sich besonders reichlich in den Außenwänden, ferner in den Seitenwänden eingelagert und ist meist ebenso, wenn auch oft nur in sehr geringem Maße, in den Innenwänden zu finden.

In den Außenwänden der Hydropotenzellen von *Sagittaria Chapmani* konnte ich, abgesehen von der Kutikula, mit großer Deutlichkeit zwei Schichten unterscheiden, eine äußere ziemlich dicke Schicht und eine innere von nur geringer Höhe. Die letztere ist viel dichter und enthält mehr Imprägnierungssubstanz als die erstere, doch ist eine ganz scharfe Grenze zwischen beiden nicht vorhanden. Wo die Seitenwände zur Außenwand stoßen, zieht sich die äußere Schicht in einem kurzen Zwickel ein wenig in die Seitenwände hin; in diesen selbst aber ist von der genannten kleinen Stelle abgesehen keine Lamellierung wahrzunehmen.

Die Imprägnierungssubstanz verleiht je nach ihrer Menge den Wänden eine gelbliche bis gelblich braune Färbung, die beim „Luftblatt"-Stiel von *Sagittaria sagittifolia* so dunkel wird, daß hier namentlich nach Entfernung des Chlorophylls durch Alkohol die Hydropoten schon makroskopisch als bräunliche Streifen in die Augen fallen. Im Zellinnern findet sich sehr viel Protoplasma, in dem meist relativ sehr zahlreiche Chloroplasten enthalten sind.

Die subepidermalen Zellen, welche sich, eng aneinanderschließend, unter den Hydropotenzellen der Epidermis an den Nerven hinziehen, sind sämtlich größer als diese, besitzen kurz- bis länglich-rechteckige Gestalt und weichen äußerlich, soweit ich es beobachten konnte, nicht oder nur durch etwas geringere Länge von den regulären Zellen der nämlichen Lage ab. An größeren Hydropoten sind sie häufig leicht imprägniert. Nie sah ich Imprägnierung dieser Zellschichten bei mittelgroßen submersen Bandblättern von *Sagittaria,* während sie bei den Bandblättern von *Sagittaria pugioniformis* und *S. Chapmani* stets sehr gut vorhanden ist und auch bei *Aponogeton ulvaceus* nur selten fehlt. Bei dem „Luftblatt"-Stiel von *Sagittaria* konnte deutliche, wenn auch ziemlich schwache Imprägnierung in 2—3 subepidermalen Schichten bis zum peripheren Gefäßbündel hin nachgewiesen werden.

Die Gefäßbündel, welche von den Hydropoten begleitet werden, sind von letzterem durch eine bis mehrere Zellen getrennt und weisen an dieser Seite häufig eine ziemlich breite Scheide von mehr oder weniger stark verdickten Faserzellen auf.

b. Randhydropoten.

Den Hydropoten der Blattnerven steht in jeder Beziehung eine andere Art von langen Hydropoten sehr nahe, die ich allerdings erst bei den submersen Bandblättern von *Sagittaria sagittifolia* und *Elisma natans* in typischer Ausbildung konstatieren konnte. Bringt man solche Blätter in eine wässerige Lösung von Fuchsin, so bemerkt man nach kurzer Zeit, daß sich nicht nur die Hydropoten an den Nerven, sondern auch der ganze Rand von der Basis bis zur Spitze in schmalen Streifen rot gefärbt hat. Untersucht man einen derartigen Streifen näher, so sieht man, daß derselbe sich unmittelbar an der Kante des Blattes selbst hinzieht, von wo aus er ein wenig nach der Oberseite und etwas mehr nach der Unterseite des letzteren vorgreift, sowie daß er aus mehr oder weniger zahlreichen Längsreihen rechteckiger bis länglich polygonaler Zellen mit meist geraden Seitenrändern besteht. Die Außenwände dieser Zellen sind oft fast ums Doppelte dicker als die der regulären Epidermis-Zellen und enthalten eine reichliche Menge von Imprägnierungssubstanz. Ebenso sind auch die Seitenwände meist etwas dicker als in den benachbarten Zellen und stets wenigstens im äußeren Teile gut imprägniert. Weitere Imprägnierung war bei einem 20 cm langen Bandblatte von *Sagittaria* nicht vorhanden, dagegen erstreckt sie sich bei den Bandblättern von *Elisma* auch auf die Innenwände und in geringem Maße auch auf alle Wände der subepidermalen Zellschichten. Die Kutikula ist chemisch verändert; bei einem Bandblatte von *Sagittaria* konnte ich sie an manchen Stellen am Rande überhaupt nicht mehr finden.

Von Randnerven sind diese Hydropoten unabhängig, wie sich besonders an solchen, meist zarteren Blättern zeigt, an denen der genannte Nerv teilweise etwas weiter als gewöhnlich von der Kante weg gegen die Mediane des Blattes zu abrückt. Man sieht dann, daß er von einer eigenen langen Hydropote begleitet ist, welche an solchen Stellen von der Hydropote am Rande durch einen schmalen Streifen regulären Gewebes getrennt wird, sonst aber in der Regel wegen der räumlichen Nähe mit derselben verschmilzt. Nach all dem dürfte für die letztere die Bezeichnung „Randhydropote“ ohne weiteres gegeben sein.

Bei einem ca. 20 cm langen Bandblatte von *Sagittaria* war die Randhydropote im allgemeinen 7—8 Reihen von Epidermiszellen breit, wovon 2 auf der Oberseite des Blattes lagen. An einem 97 cm langen Bandblatte zählte ich in derselben Hydropote im Querschnitt bis über 16 Epidermiszellen. Die einzelnen Zellen waren am kleineren Blatte sehr regelmäßig rechteckig mit graden Seitenwänden und im Durchschnitt 80 μ lang und 30 μ breit. Am großen Blatt besaßen die entsprechenden Zellen vielfach mehr länglich-polygonale Gestalt mit graden oder leicht gebogenen Seitenrändern bei einer durchschnittlichen Länge von 85 μ und einer Breite von 30—45 μ. Die Höhe betrug 30 μ.

Ein 7–8 cm langes und 1 mm breites Bandblatt von *Elisma* wies in den Randhydropoten 6—8 Reihen von Epidermiszellen auf, von welchen 2—3 an der Oberseite des Blattes sich befanden. Die Länge der rechteckigen Zellen maß im Durchschnitt 80 μ, die Breite 22 μ.

Bei den submersen Bandblättern von *Damasonium alisma* und *Echinodorus ranunculoides* sind schöne kontinuierliche Randhydropoten nicht ausgebildet; doch finden sich schwach entwickelte derartige Hydropoten mit leichter Imprägnierung der Wände oft auf größere oder kleinere Strecken des Randes hin recht deutlich, lassen aber dann stets eine scharfe Umgrenzung nach jeder Richtung vermissen. Lange Hydropoten an den Nerven 1. Ordnung sind hier nicht oder nur ausnahmsweise und schwach bei *Damasonium* vorhanden.

An den Schwimmblattspreiten der Alismataceen habe ich typische Randhydropoten nicht gefunden.

c. Lange Hydropoten an submersen Achsen.

Wie an Spreiten und Blattstielen, können typische lange Hydropoten auch an submersen Achsenteilen sich finden, sind aber hier nicht an Nerven gebunden, wenn sie sich auch vielfach über peripheren Gefäßbündeln hinziehen.

An einem ausgewachsenen Ausläufer von *Sagittaria*, der vorne eine Winterknolle trägt, stellen sich die langen Hydropoten als schmale strichförmige Gebilde dar, welche nur ganz selten die Länge von einigen Zentimetern überschreiten, parallel zur Längsachse verlaufen, und in ziemlich großer Zahl rings um die Achse herum verteilt sind. Ein Ausläufer von ca. 2,5 mm Durchmesser besaß an verschiedenen Querschnitten 10—14 Hydropoten.

Die einzelne Hydropote kann aus 10 und mehr Längsreihen von Epidermiszellen bestehen und erweist sich im Querschnitt als leicht vorgewölbt. Die Epidermiszellen gleichen bezüglich der Beschaffenheit ihrer Zellwände, der Kutikula und ihres Inhaltes im wesentlichen genau den Hydropotenzellen am Stiel des Schwimmblattes von *Sagittaria*, besitzen also leicht verstärkte Außen- und Seitenwände, reichliche Imprägnierung, eine metamorphosierte Kutikula u. s. w. Ihre Gestalt ist länglich rechteckig mit geraden Seitenrändern und zwar mißt die Länge durchschnittlich 90 μ, die Breite an der Außenseite 22 μ, wogegen die regulären Zellen derselben Lage die enorme Länge von 160—250 μ und die geringe Breite von 16—19 μ besitzen.

Die größere Breite der Epidermiszellen in der Hydropote erklärt sich hier wohl in der Hauptsache aus der Vorwölbung der letzteren, wodurch sich die Zellen derselben vorn verbreiten müssen, sowie aus der Tatsache, daß diese gewölbte Hydropote nicht mehr Zellreihen enthielt, als ein gleichbreiter Streifen im regulären Gewebe. Die Höhe der Epidermiszellen in der Mitte der Hydropote beträgt ca. 25 μ, die der regulären Epidermiszelle durchschnittlich 19–22 μ.

Unter der gesamten Epidermis des Ausläufers zieht sich eine zusammenhängende Schicht langgestreckter, ziemlich weitlumiger Zellen hin. Im Bereich der Hydropoten sind die Wände dieser Zellen, wenn auch nicht immer, so doch in der Regel ganz oder teilweise mit der „Substanz“ imprägniert. Nach innen grenzen an die subepidermale Schicht ziemlich große Interzellulargänge, doch stehen die Hydropoten durch einschichtige Längsscheidewände mit dem innern Gewebe in Verbindung.

Viel länger und auch breiter als die eben besprochenen Hydropoten sind diejenigen der submersen Achsen von *Hydrocleïs Commersoni*. An einer solchen Achse von ungefähr 1,5 mm Durchmesser beobachtete ich gleichmäßig um sie herum verteilt ca. 12 unter sich parallele Hydropoten, die ohne Unterbrechung vom Grunde derselben bis zu ihrer Spitze verliefen und eine leichte Vorwölbung besaßen. Sie waren bis zu 15 Zellreihen breit und besaßen länglich rechteckige Zellen, deren durchschnittliche Länge ca. 90 μ und deren Breite ca. 12—16 μ betrug im Gegensatz zu den 110 μ langen und 19—25 μ breiten regulären Epidermiszellen. In den übrigen Verhältnissen entsprechen diese Hydropoten ganz denen, die sich am Blattstiel der nämlichen Pflanze finden. Gefäßbündel von einiger Stärke waren unter ihnen nur in verhältnismäßig großer Tiefe oder überhaupt nicht vorhanden.

2. Hydropoten an der Winterknolle von Sagittaria sagittifolia.

Die submersen Ausläufer von *Sagittaria* entwickeln an ihrem Ende je eine Winterknolle, deren angeschwollener Teil aus 2 Internodien besteht und nach H. Glück[1]) an der Seichtwasserform 12—28 mm lang und 7—20 mm breit werden kann. Nach Abschluß ihres Wachstums im Herbste besitzt dieselbe im allgemeinen eine bläuliche Farbe mit zahlreichen „erhöhten gelblichen Flecken", die von Glück (l. c.) und bereits vor ihm von Raunkiär in „De Danske Blomsterplanters Naturhistorie", Bd. 1, 1895—99, erwähnt werden.

Diese Flecken stellen, wie sich nunmehr bei näherer Betrachtung zeigte, vollwertige Hydropoten dar.

Daß wir überhaupt an der Knolle derartige Gebilde antreffen, kann nicht weiter befremden angesichts der Tatsache, daß sich an den gestreckten Internodien der Ausläufer die im vorhergehenden Abschnitt besprochenen langen Hydropoten finden. Wie nun die Knolle selbst aus gestauchten und verdickten Indernodien sich zusammensetzt, so können ihre Hydropoten gewissermaßen als die gestauchten und verbreiterten langen Hydropoten der letzteren angesehen werden, und in der Tat nehmen sie auch eine Art Mittelstellung zwischen den langen und den kurzen Hydropoten ein, sowohl bezüglich ihrer allgemeinen Form als auch in der Gestalt und Anordnung ihrer Zellen.

Ihre Form ist meist oval, seltener rundlich, häufig auch langgestreckt, wobei der größere Durchmesser stets parallel zur Längsachse der Knolle gerichtet ist. Soweit sie vor der Ansatzstelle der häutigen Niederblätter liegen, welche am Knoten der

---

[1]) Glück, H., Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. 1. Teil: Die Lebensgeschichte der europäischen Alismataceen. Jena 1905.

Knolle entspringen, gehen sie an der Basis derselben in schmale kurze Hydropoten über.

Die Länge der Hydropoten an der Knolle schwankt zwischen 0,5 und 5 mm, die Breite kann bis 0,5 mm betragen.

Besonders auffallend an ihnen ist ihre starke Vorwölbung über die reguläre Epidermis-Fläche, die eine Höhe von über 35 μ erreichen kann. Stets sind eine oder zwei typische subepidermale Schichten von Hydropoten-Zellen vorhanden.

Ähnlich wie bei den langen Hydropoten der gestreckten Internodien des Ausläufers verläuft auch hier einige Zellschichten tief unter den Hydropoten vielfach ein kleines peripheres Gefäßbündel, doch kann von einer direkten Beziehung zum Nervensystem nicht gesprochen werden.

Sämtliche Zellen, auch die subepidermalen, sind wenigstens bei den längeren Hydropoten in der Regel in mehr oder weniger deutlichen Längsreihen angeordnet, die zwar nicht so regelmäßig sind als bei den typischen langen Hydropoten, aber doch stark an diese erinnern.

Die Gestalt der Epidermiszellen der Hydropoten ist, wie es ihrer Anordnung entspricht, von der Fläche gesehen, vorherrschend rechteckig oder auch polygonal mit geraden, leicht gebogenen oder stellenweise leicht undulierten Seitenrändern. Die regulären Epidermiszellen, die in noch regelmäßigeren Reihen streichen, sind ähnlich geformt, besitzen aber viel häufiger leicht gewellte Seitenränder.

Ihrem Volumen nach gehören die genannten epidermalen Hydropoten-Zellen weitaus zu den größten, die ich an einer Epidermis beobachtet habe. Ihre Länge beträgt ungefähr 60—90 μ, die Breite 60—80 μ, die Höhe einschließlich der äußeren und inneren Zellwand ca. 75 μ. Die regulären Epidermis-Zellen sind dagegen ca. 60—80 μ lang, ca. 60 μ breit und 37 μ hoch. Es ist dies der einzige mir bisher bekannt gewordene Fall, in welchem die Epidermiszellen einer Hydropote größer sind als die Zellen der regulären Epidermis am selben Pflanzenteile. Der Hauptgrund hierfür ist wohl in der ungewöhnlichen starken Vorwölbung der ganzen Hydropote zu suchen.

Sehr interessante Verhältnisse haben die Wände der in Rede stehenden Hydropoten-Zellen aufzuweisen, die sich hier wegen der Größe des Objektes besonders leicht studieren lassen.

Die Außenwand kann die ansehnliche Dicke von ca. 6 μ erreichen, wogegen dieselben Wände der regulären Epidermiszellen nur ca 4 μ dick werden. Seiten- und Innenwände sind bedeutend dünner und besitzen ungefähr dieselbe Stärke als an den regulären Epidermiszellen. Wo die Seitenwände auf die Außenwand treffen, befinden sich ziemlich starke Zwickel, kleinere liegen an der Vereinigungsstelle von Seiten- und Innenwänden.

An eben ausgewachsenen Knollen sind die Außenwände stets von einer deutlichen Kutikula bedeckt, die sich von derjenigen der regulären Epidermiszellen schon äußerlich durch ihre Struktur und ihre Farbe unterscheidet. Die reguläre Kutikula trägt nämlich an ihrer Außenfläche zahlreiche kleine körnige Verdickungen und besitzt an frischen Schnitten eine weißliche Färbung, während die Kutikula der Hydropoten-Zellen vollständig glatt und hellgelb bis bräunlichgelb gefärbt ist. Die letztere Erscheinung ist offenbar bedingt durch die chemische Veränderung, wie sie sich auch hier durch Sudan III und Eau de Javelle in der bereits eingangs erwähnten Weise einwandfrei konstatieren läßt.

In dem übrigen Teile der Außenwand kann man besonders bei starker Vergrößerung unter Anwendung von Ölimmersion deutlich zwei Lamellen unterscheiden, eine äußere dicke *m* (vergl. Fig. 1), welche der Kutikula anliegt und eine innere *i*, die in der Regel kaum dicker als die Kutikula ist. Eine scharfe Grenze ist indes zwischen beiden Lamellen nicht vorhanden, sondern dieselben gehen in einer ganz schmalen Zone ineinander über. Sie besitzen stark gelbliche Färbung, die oft einen Stich ins Bräunliche annimmt, doch ist die innere Lamelle meist von etwas hellerer Färbung und etwas stärkerem Glanze. Die Lamelle *i* läßt sich auch an dem oben erwähnten Zwickel hin verfolgen und bleibt vielfach am größten Teil der Seitenwand sichtbar. In dem Zwickel zwischen Außen- und Seitenwand sieht man an Querschnitten von ausgewachsenenen Knollen zwischen der Kutikula und den in die Seitenwände hinein sich verschmälernden Lamellen *m* der benachbarten Zellen eine mäßig große, hellere Stelle *z* von dreieckiger Gestalt, einen „inneren Zwickel", der sich chemisch etwas anders verhält als die übrigen Membranen. Die Seitenwände selbst besitzen zahlreiche kleine Tüpfel.

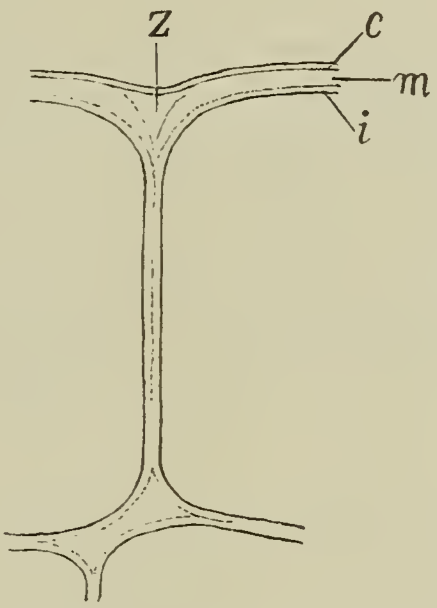


Fig. 1. *Sagittaria sagittifolia*, Winterknolle. Querschnitt durch die Zellwände in der Epidermis einer Hydropote.
c Kutikula. *m* äußere, *i* innere Lamelle der Außenwand. *z* Zwickel.
Vergr. ca. 400.

An den Zwickeln zwischen Seiten- und Innenwänden und an letzteren selbst wird die Lamelle *i* beiderseits auf größere oder kleinere Strecken hin wieder erkenntlich, während die unter ihr sich befindende Membran wohl der Lamelle *m* entspricht.

Bei Anwendung geeigneter Reagentien (cf. Kapitel IV) ergibt sich vor allem, daß sämtliche Teile der Zellwände, von der Kutikula abgesehen, aus einer Zellulosegrundlage bestehen und ein reiches Maß von der Imprägnierungssubstanz enthalten. Der Unterschied zwischen den Lamellen *m* und *i* besteht, soweit ich es beobachten konnte, hauptsächlich darin, daß *i* ein viel dichteres Gefüge besitzt und auch verhältnismäßig mehr „Substanz" enthält als *m*.

An jüngeren Hydropoten ist neben der „Substanz" keine Verholzung der Wände vorhanden, dagegen erweisen sich die Wände von Hydropoten ausgewachsener Knollenteile deutlich als mehr oder weniger verholzt. Am meisten ist dies der Fall in den Außenwänden, in geringerem Maße an den Seitenwänden, während sich in den Innenwänden nur stellenweise Verholzung findet. Hierbei erstreckt sie sich stets vor allem auf die Lamelle *m* und mehr oder minder deutlich auf die Lamelle *i*; nur der Zwickel *z* bleibt davon frei.

Das Auftreten von Lignin in den Wänden bedeutet wiederum eine Ausnahmestellung der Hydropoten an der Knolle von *Sagittaria*, da ich dasselbe in keiner anderen Hydropote bisher gefunden habe.

In den Wänden der regulären Epidermiszelle der Knolle fehlt Verholzung fast vollständig. Dagegen sind dieselben in regelmäßiger Weise und in ziemlich hohem Grade ringsum von einer Substanz infiltriert, für welche ich die nämlichen Reaktionen erhielt wie für die Imprägnierungssubstanz der Hydropoten, und welche mit dieser auch identisch sein dürfte. Ebenso sind die Lamellen *m* und *i* auch in der Außenwand der regulären Epidermiszellen stellenweise ganz deutlich zu erkennen.

Der Inhalt der Epidermiszellen der Hydropoten an ausgewachsenen Knollen, die sich von der Mutterpflanze bereits abgelöst haben, besteht wie in den bisher betrachteten Fällen aus einer sehr beträchtlichen Menge von Plasma mit je einem großen Zellkerne. Während in den regulären Epidermiszellen eine sehr reichliche Menge von Stärke vorhanden ist, fehlt dieselbe in den Epidermiszellen einer fertigen Hydropote so gut wie gänzlich und ist nur in mehr randlich gelegenen Zellen in geringem Maße anzutreffen. Gerbstoffe konnten nicht nachgewiesen werden.

Die Zellen der äußersten subepidermalen Zellschicht der Hydropoten besitzen rechteckige bis polygonale Gestalt mit vorwiegend geraden Seitenrändern und sind ähnlich den Epidermiszellen größtenteils in Längsreihen angeordnet. Sie stoßen meist völlig lückenlos aneinander und liegen häufig ganz oder teilweise in der Wölbung der Hydropoten. Die regulären subepidermalen Zellen sind etwas regelmäßiger rechteckig und streichen in noch schöneren Reihen, ebenfalls ohne Interzellularen zu bilden. Wie in der Epidermis sind auch sie kleiner als die entsprechenden Hydropotenzellen.

So ist eine mittlere subepidermale Hydropotenzelle 100—115 μ lang, 70—115 μ breit und 78 μ hoch. Eine reguläre subepidermale Zelle dagegen hat eine Länge von ca. 100 μ eine Breite von 85 μ und eine Höhe von 60 μ.

Nach innen folgt auf diese Zellschicht der Hydropoten an großen Knollen vielfach noch eine Lage ähnlicher Zellen von etwas geringerer Höhe, die ihrer ganzen Beschaffenhenheit nach noch zum Hydropoten-Apparat gehören und meist besonders plasmareich sind; indes ist die Abgrenzung der Hydropote nach dieser Richtung oft recht undeutlich.

Die Wände all dieser subepidermalen Zellen sind ziemlich dünn, von ungefähr derselben gelblichen bis gelblichbraunen Farbe wie die Epidermiszellen und sehr gut imprägniert. Eine Scheidung der Wand in die Lamellen *i* und *m* kann man stellenweise namentlich an den Zwickeln erkennen. Verholzung war in den subepidermalen Schichten der Hydropote nur ganz selten in geringem Maße zu beobachten.

Wie in der regulären Epidermis sind auch in der regulären subepidermalen Schicht an ausgewachsenen Knollen die Zellwände von der oben erwähnten Substanz imprägniert. Stellenweise geht diese Imprägnierung noch weiter nach einwärts, so besonders unter den Hydropoten, wo sie oft noch in der dritten und vierten Zellschicht unter der Epidermis zu finden ist, ohne daß aber die Zellen derselben ihrer Natur nach der Hydropote selbst eingerechnet werden müßten. Wo sich in dieser Tiefe unter der Hydropote ein Gefäßbündel befindet, wird dieses noch teilweise von den imgrägnierten Zellen umschlossen.

„Mit der Knolle selbst bleibt ein drittes, schmal zylindrisches und oft gekrümmtes Internodium fest verbunden, das je nachdem 0,5—3 cm lang ist und den Vegetationspunkt trägt.“ (Glück, l. c. St. 202.)

An diesem Internodium gelangen unter günstigen Umständen in ziemlich beträchtlicher Anzahl Hydropoten zur Ausbildung, die sich von denen der eigentlichen Knolle in mancher Beziehung unterscheiden; sie lassen sich infolge ihrer Eigenart im Gegensatz zu den bisherigen Fällen am besten nur entwicklungsgeschichtlich betrachten.

An den im Spätherbst gesammelten Knollen, die bereits in der Winterruhe sich befinden, ist das genannte Stengelstück von starken Niederblättern umschlossen, so daß es in keiner Weise mit dem umgebenden Medium in irgend eine Berührung kommen kann. Entfernt man aber die Niederblätter, so sieht man an dem Internodium meist bereits zahlreiche Hydropoten angelegt, die schon makroskopisch als kleine rundliche oder längliche Flecke von mehr gelblicher Farbe auf der bläulich gefärbten Epidermis hervortreten. An diesen Stellen haben die Epidermiszellen, die ursprünglich alle gleiche rechteckige Gestalt besitzen, bereits begonnen, durch eine vermehrte Zahl von Quer- und Längsteilungen Gruppen kleinerer Zellen zu bilden, welch letztere aber durch erhöhtes Flächenwachstum die angrenzenden regulären Zellen zumteil an Größe schon wieder eingeholt haben, so daß diese seitlich ausweichen mußten. Die einzelnen Zellen der Hydropoten-Anlage führen meist noch ziemlich zahlreiche Stärkekörner, besitzen aber nicht den blauen Farbstoff, der sich in den regulären Epidermiszellen befindet. Imprägnierung der Zellwände ist bei den etwas größeren Anlagen bereits in geringem Maße vorhanden, zum Teil auch schon in der subepidermalen Schichte und greift von diesen Zentren aus, allmählich immer schwächer werdend, in ziemlich weitem Umkreis auch auf die reguläre Epidermis über, welche ihrerseits zum größten Teile noch keine oder nur ganz schwache Imprägnierung zeigt. Die Kutikula ist allenthalben chemisch noch vollständig normal. Gegen den Vegetationspunkt zu werden die Hydropoten-Anlagen immer kleiner und verschwinden oft schon ein gutes Stück vor demselben gänzlich. Der geschilderte Zustand, der natürlich bei Knollen verschiedener Größe und verschiedenen Alters schon im Herbste verschieden weit vorgeschritten sein kann, bleibt während der ganzen Winterruhe unverändert. Erst im Frühjahr beginnt neues Wachstum. Das der Knolle ansitzende Indernodium streckt sich allmählich, die schützenden Niederblätter entfalten sich mehr und mehr und lassen die Feuchtigkeit der Umgebung direkt an die Epidermis des Stengels gelangen, an dem sich inzwischen auch die Anlagen der Hydropote weiter entwickelt haben.

An einer im Frühjahr gesammelten Knolle, welche bereits in das zuletzt geschilderte Stadium eingetreten war, befanden sich an dem fraglichen Internodium, das im gegebenen Falle nur eine Länge von ca. 2 cm erreicht hatte, ziemlich zahlreiche Hydropoten von meist gut umgrenzter, ovaler bis länglicher Gestalt. Ihre Breite maß bis gegen 220 μ, ihre Länge vielfach nur 450 μ, häufig aber auch mehr, wobei der längere Durchmesser natürlich stets parallel zur Längsrichtung des Stengels lag. Noch mehr als bei der eigentlichen Knolle fiel hier an den älteren Hydropoten deren ungemein starke Vorwölbung in die Augen, die in einigen Fällen von der Kutikularlinie aus gerechnet bis 120 μ und sogar etwas darüber betrug. An verschieden alten Hydropoten ließ sich ihre Entstehung mit Leichtigkeit verfolgen.

Ähnlich wie bei der Knolle besitzen die Epidermiszellen der jungen Hydropoten kurz rechteckige, quadratische oder polygonale Gestalt und sind wie die regulären Zellen in ziemlich deutlichen Längsreihen — bis zu 7 nebeneinander — angeordnet. Sobald die mittleren Zellen einer Hydropote ihre Teilungen eingestellt haben, beginnen sie sich mehr und mehr in die Höhe zu strecken, bis sie die doppelte bis fast dreifache Höhe der regulären Epidermiszellen erreicht haben. In den randlichen Zonen der Hydropote, wo die Teilungen etwas länger andauern, setzt die Streckung der Zellen erst nach und nach ein und findet an der Peripherie ihren Abschluß. Die sich streckenden Zellen werden nach außen etwas breiter und zeigen das Bestreben, sich an ihrem äußeren Ende kuppelförmig abzurunden. Imprägnierung der nicht sehr starken Wände ist bereits bei den Zellen vorhanden, die eben erst ihre Streckung beginnen, und hält mit dem fortschreitenden Wachstum gleichen Schritt. Solange die Epidermiszellen eine geschlossene Wölbung bilden, ist eine metamorphosierte Kutikula an ihnen vorhanden; sie zerreißt und schwindet allmählich, sobald die erwähnte kuppelförmige Abrundung der Zellen begonnen hat.

Die subepidermalen Zellen junger Hydropoten sind wie die regulären Zellen derselben Schicht von geringer Höhe, beginnen aber auch gar bald, sich zu strecken und können schließlich oft ganz enorme Höhe erreichen. Die Epidermiszellen älterer Hydropoten gehen nämlich infolge ihrer relativ ziemlich dünnen Wände häufig mehr oder weniger vollständig zu grunde, und sofort treten dann die subepidermalen Zellen an ihre Stelle. Sie strecken sich oft um das 4—6 fache ihrer ursprünglichen Höhe und tragen dann an ihrem nicht selten keulig verbreiterten Ende die Reste der Epidermiszellen. Sowohl an jungen als besonders an alten Hydropoten sind die Wände der subepidermalen Hydropotenzellen ringsum imprägniert. Wo die Epidermiszellen bereits verschwunden sind, tritt die Imprägnierung auch noch in tieferen Schichten auf; dies ist besonders in den ziemlich häufigen Fällen gegeben, in welchen sich nahe unter der Hydropote ein Gefäßbündel hinzieht.

Die Dimensionen der hier angeführten Zellen stellten sich folgendermaßen dar: Die Hydropotenzellen der Epidermis waren meist 35—50 μ lang, in ihrem inneren Teile ca. 22 μ, im äußeren bis zu 45 μ breit und erreichten eine Höhe bis zu 105 μ. Die regulären Epidermiszellen dagegen waren ca. 80 μ lang, 22 μ breit und 37 μ hoch.

Die subepidermalen Hydropotenzellen waren im Durchschnitt ca. 90 μ lang, ferner vor der Streckung 25—50 μ breit und ebenso hoch; nach der Streckung betrug die Breite im äußeren Teile bis gegen 60 μ, die Höhe sogar bis 170 μ.

Erwähnt sei übrigens, daß nicht alle keimenden Winterknollen von *Sagittaria* an ihrem vorderen Internodium derartig stark vorgewölbte Hydropoten entwickeln. Wenn nämlich das genannte Internodium durch äußere Verhältnisse gezwungen wird, sich sehr stark in die Länge zu strecken, entstehen an ihm einfache lange Hydropoten, wie sie sich auch an den Ausläufern derselben Pflanze bilden.

Entsprechend dem verdickten Teile der Knolle besitzen auch an dem schmalen Internodium derselben die regulären Zellen der Epidermis und der subepidermalen Schichten eine leichte Imprägnierung.

3. Kurze Hydropoten.

Allgemeines.

Die Hydropoten an der Knolle von *Sagittaria* stehen, wie bereits hervorgehoben wurde, an der Grenze zwischen langen und kurzen Hydropoten. Die letztgenannten bilden für sich eine äußerst mannigfaltige wichtige Gruppe und sollen nun im Folgenden des näheren betrachtet werden.

Von den langen Hydropoten unterscheiden sich die kurzen, wie schon der Name ausdrückt, vor allem durch ihre Ausdehnung und ihre Gesamtform, ferner aber auch durch Gestalt und Anordnung ihrer einzelnen Zellen. In ihrer schönsten Ausbildung stellen sie kleine rundliche oder ovale Zellgruppen dar, häufig sind sie aber auch länglich, polygonal oder ganz unregelmäßig gestaltet. Niemals bilden sie gleichmäßige lange, schmale Streifen.

Die vorherrschende Form der Epidermiszellen ist eine kurz-polygonale, nur selten eine rechteckige oder quadratische. Die Seitenränder sind gerade oder gebogen, in einigen Fällen leicht unduliert.

Die Anordnung der Zellen innerhalb der kurzen Hydropoten ist meist eine sehr wenig regelmäßige. Bei manchen Arten allerdings stehen die Zellen teilweise auch in kurzen Längsreihen hintereinander, doch sind dann stets die freien Enden solcher länglicher Hydropoten gut abgerundet, was bei den eigentlichen langen Hydropoten nur ganz selten der Fall ist.

Wo lange und kurze Hydropoten am nämlichen Blatte auftreten, wie bei den monokotylen Arten, sind Übergänge zwischen beiden Typen häufig, so sehr auch die extremen Formen von einander abweichen.

Eine subepidermale Hydropotenschicht ist in der Mehrzahl der Fälle ziemlich regelmäßig vorhanden; auch mehrere (2—3) derartige Schichten habe ich in einem Falle (*Myriophyllum spicatum)* beobachtet.

An den einzelnen Pflanzen besitzen die kurzen Hydropoten im allgemeinen eine viel größere Möglichkeit lokaler Verbreitung als die langen. An den Spreiten submerser oder schwimmender Blätter können sie an allen Nerven und in den Areolen vorkommen, bei einigen dikotylen Gewächsen sind sie auch an submersen Blattstielen, Kelchblättern und Achsen vorhanden.

Während ich lange Hydropoten nur bei Monokotylen in typischer Ausbildung gefunden habe, konnte ich, wie schon angedeutet, kurze Hydropoten auch bei einigen dikotylen Pflanzenarten nachweisen.

a. Kurze Hydropoten bei Monokotylen.

Bei den Monokotylen treten kurze Hydropoten nur an solchen Arten auf, bei denen sich auch lange Hydropoten finden. Letztere haben hierbei wie bekannt ihren Platz vor allem an den submersen Achsen und Stielen, sowie an den Nerven 1. Ordnung und an den Rändern der Spreiten, soweit dieselben mit Wasser in Berührung stehen; die kurzen Hydropoten dagegen kommen in typischer Ausbildung fast nur an den Nerven 2. und 3. Ordnung, seltener in den Areolen der genannten Spreiten vor, bei zwei Arten treten sie längs subepidermaler Milchsaftgänge auf.

α. Kurze Hydropoten mit lokaler Beziehung zur Nervatur.

1. Ihre Verteilung am Blatte.

Blätter, an denen ich bisher derartige Hydropoten fand, sind die Schwimmblätter der Alismataceen: *Caldesia parnassifolia, Sagit-*

taria sagittifolia, Alisma Plantago, Elisma natans, Lophotocarpus guyanensis und *L. Seubertianus,* ferner das submerse Blatt von *Aponogeton ulvaceus* und das Schwimmblatt von *A. distachyus,* sowie auch die Luftblätter mehrerer exotischer Echinodorus- und Sagittaria-Arten. Die letztgenannten Luftblätter wollen wir ihrer besonderen Eigenart wegen vorerst außer acht lassen und von den übrigen zur Grundlage für das Studium der Hydropoten vor allem die Nervatur in ihren Hauptzügen ins Auge fassen.

Bei all den angeführten Alismataceen ziehen sich einige oder mehrere Nerven 1. Ordnung neben den Hauptnerven bogig bis zur Spitze der Blätter hin; bei den Schwimmblättern von *Sagittaria* und *Lophotocarpus* gehen annaloge Nerven auch in die beiden basalen Zipfel des Blattes hinab. (Vergl. Fig. 3, S. 304.)

Von den Nerven 1. Ordnung stoßen unter nicht sehr spitzem Winkel diejenigen 2. Ordnung ab und verlaufen unter sich parallel bis zum nächsten Nerv 1. Ordnung.

Bei *Caldesia* sind dieselben an den herzförmigen Blättern ungemein zahlreich und daher unter sich stark genähert: weitere Nerven, also solche 3. Ordnung, finden sich nicht oder nur ganz vereinzelt. Bei *Sagittaria sagittifolia, Lophotocarpus guyanensis,* var. *typicus* und *L. Seubertianus* sind Nerven 2. Ordnung reichlich vorhanden, wenn auch nicht in dem Maße wie bei *Caldesia,* und zwischen ihnen spannt sich ein ziemlich stark verzweigtes Netzwerk von zarten Nerven 3. Ordnung aus. Bei *Alisma* endlich und in noch etwas höherem Maße bei *Elisma natans* sind die Nerven 2. Ordnung viel weniger zahlreich, dagegen aber gewinnen die Nerven 3. Ordnung stark an Bedeutung. Sie verlaufen unter sich annähernd parallel, stellenweise sich verzweigend und gelegentlich anastomisierend von einem Nerven 2. Ordnung bis zum andern und sind im wesentlichen den benachbarten Nerven 1. Ordnung gleich gerichtet.

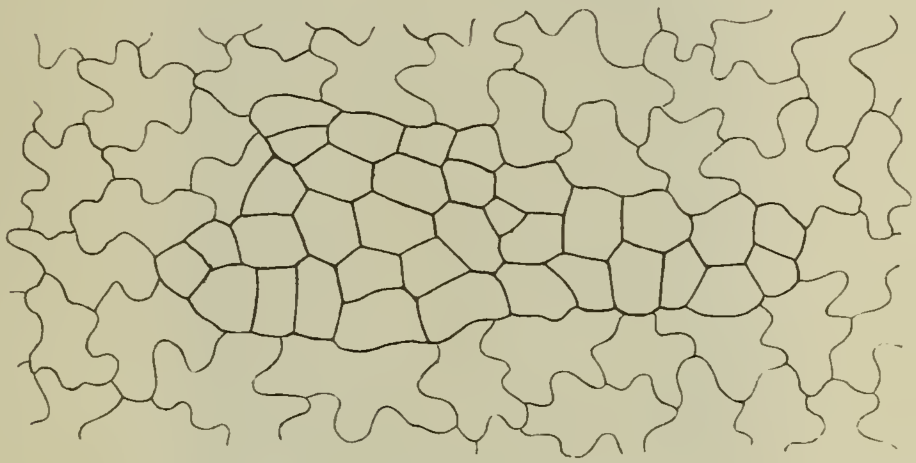


Fig. 2. *Caldesia parnassifolia.* Hydropote an der Unterseite des Schwimmblattes, Flächenansicht. Vergr. 100.

Diese Nervatur bildet das Gerüste, dem sich die Hydropoten in verschiedener Weise anlagern und einfügen. An den Nerven 1. Ordnung finden wir die langen Hydropoten, wie sie bereits im vorhergenden Kapitel beschrieben wurden; im Bereiche der Nerven 2. und 3. Ordnung treten uns fast ausnahmslos nur kurze Hydropoten entgegen, doch ist ihre Anordnung bei den einzelnen Arten sehr verschieden.

Bei *Caldesia* sind die Nerven 2. Ordnung von Reihen länglicher, ovaler oder selten fast rundlicher, zum teil ziemlich breiter Hydropoten (Fig. 2) eingenommen, die stellenweise zu einem längeren Streifen von wechselnder Breite verschmelzen, aber in Anordnung und Form der Zellen nur selten den langen Hydropoten der Nerven 1. Ordnung ähneln. Mit diesen selbst treten sie niemals in Berührung, sondern nehmen stets erst in einiger Entfernung von denselben ihren Anfang. Vereinzelte, meist ziemlich kleine rundliche Hydropoten finden sich auch unabhängig in den Areolen.

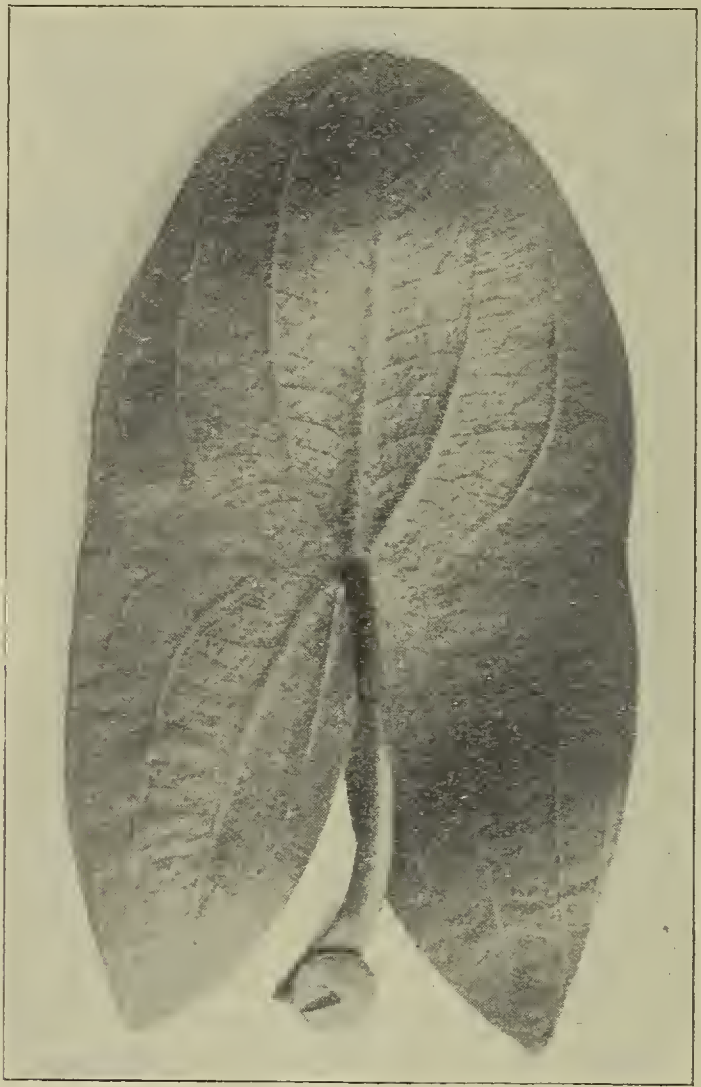


Fig. 3. *Sagittaria sagittifolia.* Schwimmblatt, Unterseite. Hydropoten mit Fuchsin gefärbt. Schwach verkleinert.

Sagittaria sagittifolia (Fig. 3) besitzt an den Nerven 2. Ordnung noch ausgedehntere Hydropoten-Streifen wie *Caldesia*, die bald breiter, bald schmäler werdend, ab und zu die Länge von ca. 1 cm erreichen, meist aber den anatomischen Bau der kurzen Hydropoten besitzen. Sehr häufig werden diese Streifen mehr oder weniger durch Reihen kürzerer länglicher Hydropoten ersetzt. An den stärkeren Nerven 3. Ordnung finden sich meist kurze ungleichheitliche Streifen von Hydropotenzellen, ähnlich wie an den Nerven 2. Ordnung, an den schwächeren, besonders da, wo sie sich gabeln, treten vereinzelt längliche oder rundliche Hydropoten auf.

Analog wie die Hydropoten der Nerven 2. Ordnung nie in direkter Verbindung mit denen der Nerven 1. Ordnung stehen, zweigen auch die Hydropoten der Venen nur sehr selten unmittelbar von denen der Nerven 2. Ordnung ab. Ganz unabhängige kleine Hydropoten, oder solche, die nur an einem subepidermalen Milchsaftgang sich befinden, habe ich in einigen Fällen beobachtet.

Ganz anders ist die Verteilung der Hydropoten bei *Alisma plantogo* und *Elisma natans*. Hier wirken die Nerven 1. und 3. Ordnung allein orientierend auf die ganze Blattstruktur, was sich besonders dadurch zu erkennen gibt, daß alle regulären Epidermiszellen in mehr oder weniger deutlichen Längsreihen parallel zur Hauptrichtung der genannten Nerven sich ordnen. Infolgedessen gibt es an diesen Blättern keine oder fast keine Hydropoten, die den Nerven 2. Ordnung folgen würden, dagegen zahlreiche andere von lang- bis kurz-ovaler Gestalt, welche die Nerven 3. Ordnung begleiten oder, wenn abseits von diesen, doch wenigstens in deren Richtung streichen. Sehr häufig liegen derartige Hydropoten auch teilweise über den schräg aufsteigenden Nerven 2. Ordnung, ohne dabei ihre Orientierung irgendwie zu ändern. Hydropoten, die nicht im Bereich eines Nerven liegen, sind namentlich bei *Elisma* in größerer Menge zu finden als bei *Caldesia* und *Sagittaria*, sind aber gegenüber den anderen beträchtlich in der Minderzahl.

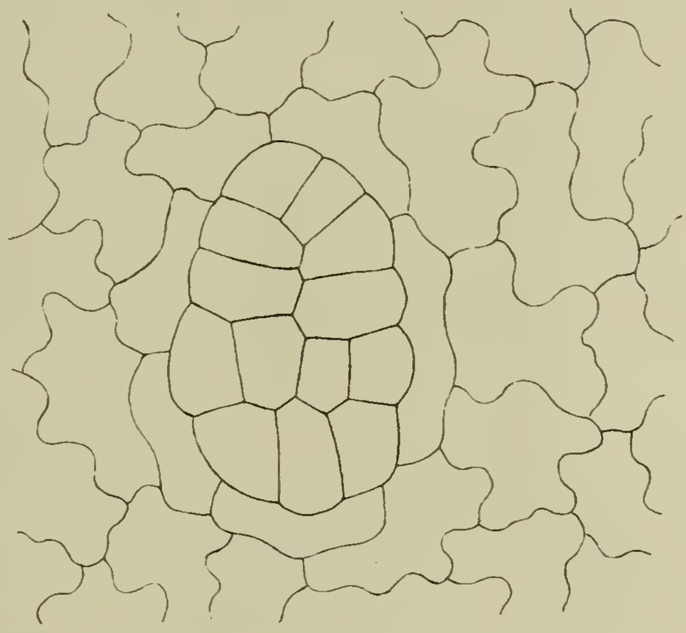


Fig. 4. *Lophotocarpus Seubertianus*. Hydropote an der Unterseite des Schwimmblattes. Flächenansicht. Vergr. 120.

Während in den bisherigen Fällen die Verteilung und Richtung der Hydropoten in der Hauptsache entweder nur von den Nerven 2. Ordnung *(Caldesia)* oder nur von denen 3. Ordnung *(Alisma* und *Elisma)* oder von beiden zugleich, aber in verschiedener Weise *(Sagittaria)* abhängig war, haben wir nun an *Lophotocarpus guyanensis* var. *typicus* und *L. Seubertianus* Beispiele vor uns, wo sich die Hydropoten den beiden Nervenordnungen gegenüber fast ganz gleich verhalten. Die nicht sehr großen Hydropoten dieser Pflanzen sind meist sehr schön breit-oval (Fig. 4) und verteilen sich ohne bestimmte Richtung in großer Zahl gleichmäßig über die ganze

Unterseite der Blätter (Form derselben siehe S. 287). Hierbei treten sie mit Vorliebe an Nerven auf und zwar an denen 2. Ordnung nicht oder nur wenig mehr als an solchen 3. Ordnung, können aber auch in ziemlich großer Anzahl in den Areolen sich finden. Das letztere ist in noch höherem Maße bei der var. *madagascariensis* der Fall, welche kleinere und zartere Blätter mit viel weniger Nerven 3. Ordnung besitzt, als var. *typicus* und *L. Seubertianus.*

Viele Analogie mit den geschilderten Verhältnissen der Alismataceen zeigen diejenigen, die wir bezüglich der Anordnung der kurzen Hydropoten bei *Aponogeton distachyus* und *A. ulvaceus* finden. Die länglich-elliptische Schwimmblattspreite der erstgenannten Art besitzt mehrere Nerven 1. Ordnung, die unter sich durch sehr zahlreiche, sich sehr stark genäherte Nerven 2. Ordnung verbunden sind. Zwischen den letzteren spannen sich mit ziemlich großer Häufigkeit zarte Nerven 3. Ordnung aus, die im wesentlichen wieder parallel zu denen 1. Ordnung verlaufen. Ähnlich wie bei *Alisma Plantago* und *Elisma natans* bestimmen diese Nerven 1. und 3. Ordnung die Orientierung der Zellen, besonders der Epidermiszellen des Blattes, welch' letztere auch hier in mehr oder weniger regelmäßigen Längsreihen angeordnet sind, und bestimmen ebenso direkt oder indirekt die Richtung der zahlreich vorhandenen kurzen Hydropoten. Diese sind meist von länglicher Gestalt und sämtlich mit dem größeren Durchmesser parallel zu den Nerven 1. und 3. Ordnung gelagert. Sehr häufig ziehen sie unmittelbar an Nerven 3. Ordnung hin, zum Teil liegen sie in den Areolen, nicht selten endlich streichen sie quer unter Nerven 2. Ordnung weg.

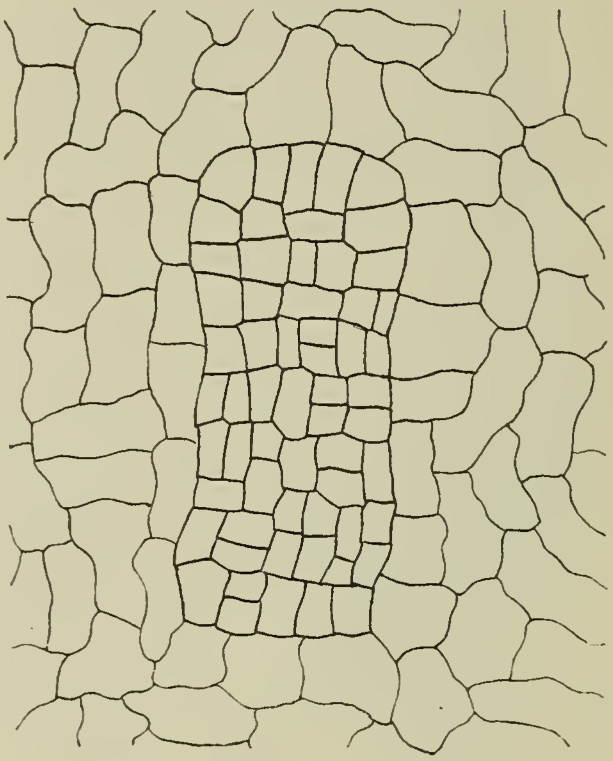


Fig. 5. *Aponogeton ulvaceus.* Hydropote an der Unterseite des Blattes, Flächenansicht. Vergr. 190.

Einige interessante Abweichungen gegenüber diesem Typus bringt das dünne submerse Blatt von *Aponogeton ulvaceus.* Die Nerven 1. und 2. Ordnung sind hier ebenso angeordnet und ebenso zahlreich, aber viel zarter als bei *A. distachyus,* die Nerven 3. Ordnung fehlen gänzlich. Trotzdem sind die kurzen Hydropoten, die auch hier meist längliche Gestalt (Fig. 5) besitzen, wie bei *A. dystachyus* in die Längsrichtung des Blattes eingestellt und zwar sowohl in den Areolen, in denen sie sich sehr zahlreich finden, als auch in der Regel da, wo sie an Nerven 2. Ordnung liegen.

Diese Erscheinung läßt sich wohl am besten durch die Annahme erklären, daß *A. ulvaceus* phylogenetisch von ähnlichen Formen abzuleiten ist, wie sie *A. distachyus* und andere verwandte Arten darstellen. Auch *A. ulvaceus* hat wohl ursprünglich Nerven 3. Ordnung besessen, welche Ort und Richtung der Hydropoten hauptsächlich bedingten. Die Nerven 3. Ordnung sind verschwunden, was unter den gegebenen Umständen sehr leicht denkbar ist, und nur die Hydropoten sind in der alten Form geblieben. Erwähnen will ich noch, daß im Gegensatz zu *A. distachyus* eine deutliche Anordnung der regulären Epidermiszellen in Längsreihen oberseits wie unterseits in der Regel nicht zu erkennen ist.

Wie die langen Hydropoten, so treten auch die kurzen an den submersen Blättern nicht nur unterseits, sondern in derselben Gestalt und Orientierung auch an der Oberseite der Spreite auf, hier allerdings in viel geringerer Anzahl.

Die Reichlichkeit der besprochenen Hydropoten bleibt an allen Teilen eines Blattes im allgemeinen eine sehr gleiche. Sie ist bei vielen Arten, wie besonders bei *Lophotocarpus Seubertianus* und auch *Sagittaria sagittifolia* eine sehr bedeutende.

Bei einem großen gut entwickelten Schwimmblatt von *Sagittaria sagittifolia* konnten in Areolen mittlerer Größe, welche von ca. 3 mm langen Stücken zweier benachbarter Nerven 1. Ordnung und zwei benachbarten ca. 6 mm langen Nerven 2. Ordnung umschlossen wurden, ungefähr 40—50 Zellgruppen verschiedener Größe beobachtet werden, wobei Hydropoten von mittlerer Ausdehnung einen Durchmesser von ungefähr 350—500 μ besaßen.

Für *Caldesia* läßt sich die Dichtigkeit der Hydropoten am besten durch die Angabe charakterisieren, daß die Nerven 2. Ordnung durchschnittlich auf nicht ganz der halben Länge von Hydropoten begleitet sind, deren durchschnittliche Breite ca. 62 μ beträgt. An einem Blatte beispielsweise, an dem der mittlere Abstand zwischen den Nerven 2. Ordnung 370 μ betrug, wurden an einem solchen Nerven von 2100 μ Länge die hydropotenfreien sowie die mit Hydropoten bedeckten Strecken gemessen. Ich erhielt hierbei folgende Werte in μ, wobei die fettgedruckten Zahlen die Maße der einzelnen Hydropoten bedeuten:

$$620 + \mathbf{220} + 90 + \mathbf{90} + 60 + \mathbf{590} + 90 + \mathbf{90} + 250 = 1110 + \mathbf{990}$$

Ähnlich war die Verteilung der Hydropoten an den übrigen Nerven und außerdem traten einzelne kleine Hydropoten in den Areolen auf.

Bei den übrigen Arten, bei denen die Verteilung der Hydropoten viel gleichmäßiger ist als bei *Sagittaria* und *Caldesia,* wurde einfach die durchschnittliche Zahl der Hydropoten, die auf einer rundlichen Fläche von 1100 μ Durchmesser auftraten, gemessen, sowie die Dimensionen mittlerer Hydropoten, und ich erhielt dabei folgende Werte, wobei wie immer gut entwickelte Blätter von normaler Größe gewählt wurden.

	Durchschnittl. Zahl der Hydropoten auf Flächen von 1100 μ Durchmesser	Dimension der Einzelhydropoten	
		Länge	Breite
Elisma natans	10—14	sehr wechselnd, 190—220 *) im Mittel	47 seltener bis 94
Lophotocarpus guyanensis var. *typicus*	9—11	250	140
L. guyanensis var. *madagascariensis*	12 - 14	125	78
L. Seubertianus	16—19	250	160
Aponogeton distachyus	1—2	500—1200	340 - 440
A. ulvaceus a) unterseits	6	90—250	47—62
b) oberseits	1—2		

*) Die Maße sind, wie auch stets in den folgenden Tabellen dieser Arbeit, in μ angegeben.

Am geringsten ist die Dichtigkeit der Hydropoten bei *Alisma Plantago*, wo auf die oben angegebene Fläche kaum eine Hydropote trifft. Die einzelnen Hydropoten sind im Durchschnitt 44—90 μ breit und bis 300 μ lang.

2. Morphologie der kurzen Hydropoten mit lokaler Beziehung zur Nervatur.

Die Umgrenzung der kurzen Hydropoten ist bei *Alisma* und *Sagittaria* meist eine wenig scharfe, da in der Randzone reguläre Zellen und Hydropotenzellen oft unregelmäßig in einander greifen oder auch bezüglich der Gestalt sich in mehr oder weniger hohem Grade gegenseitig nähern. Etwas besser umschrieben sind die Hydropoten bei *Elisma*, noch besser bei *Caldesia* (Fig. 2, S. 303) und am besten bei *Aponogeton* (Fig. 5, S. 306) und bei *Lophotocarpus*. Bei letzterer Gattung und zwar vor allem bei *L. Seubertianus* (Fig. 4, S. 305) werden die Hydropoten vielfach noch von einem mehr oder minder vollständigen Kranze länglicher oft ziemlich schmaler regulärer Epidermiszellen umgeben, welche meist überdies durch geringere Undulierung auch der nicht an die Hydropoten grenzenden Seitenränder von den übrigen Epidermiszellen abweichen.

Die Gestalt der einzelnen Hydropoten wurde im wesentlichen im vorhergehenden schon angegeben und ist im Prinzip meist eine ovale.

Hier soll kurz noch eine Zusammenstellung der Formen folgen:

Bei *Sagittaria* und auch bei *Alisma* wechselt sie zwischen unregelmäßig länglichen Streifen und rundlichen Gruppen; bei *Elisma* sind die Hydropoten stets lang- bis kurz oval mit wenigen Abweichungen; bei *Caldesia* ist die Grundform ebenso eine ovale, die aber oft Abänderungen erfährt; breit oval sind die Hydropoten bei *Lophotocarpus*, wo diese Gestalt im allgemeinen konstant ist. Bei *Aponogeton* schließlich sind die Hydropoten in der Hauptsache unregelmäßig länglich polygonal, rechteckig oder oval, selten mehr rundlich, doch sind bei *A. ulvaceus* die Formen meist regelmäßiger als bei *A. distachyus*.

Die Größe der Hydropoten unterliegt, wie schon erwähnt, bei *Sagittaria* nach jeder Richtung hin sehr großen Schwankungen. Bei den anderen Arten ist die Länge vielfach recht wechselnd, so namentlich bei *Caldesia* und auch bei *Elisma,* die Breite dagegen bleibt im wesentlichen gut konstant. Am wenigsten variieren die Dimensionen bei *Lophotocarpus.*

Durchschnittliche Maße für die Größe der Hydropoten wurden bereits am Schlusse des vorhergehenden Abschnittes angegeben.

Eine eigene subepidermale Hydropotenschicht ist bei all den hierher gehörigen Arten an den größeren Hydropoten meist recht gut ausgebildet, kann aber stets an kleinen Hydropoten eines Blattes auch gänzlich fehlen. Wo sie vorhanden ist, erstreckt sie sich in der Regel ungefähr ebenso weit als die Hydropotenzellen der Epidermis, was besonders schön bei den Aponogeton-Arten zutrifft.

Die kurzen Hydropoten der Alismataceen zeigen in der Regel eine ganz schwache Vorwölbung, die nicht ganz identisch ist mit der Vorwölbung des Nerven, an dem allenfalls die Hydropote liegt (vgl. Fig. 6, S. 313) und sich meist auch da findet, wo kein Nerv über der Hydropote hinzieht. Bei *Aponogeton* dagegen treten die Hydropoten nicht über die Ebene des Blattes hervor.

Die Zahl der Epidermiszellen in einer Hydropote wechselt zwischen wenigen, ja sogar einer und sehr vielen. Die meisten Zellen können die Hydropoten von *Sagittaria* besitzen, am wenigsten sind es durchschnittlich bei *Lophotocarpus guyanensis* var. *madagascariensis,* wo die einzelnen Hydropoten mit besonderer Regelmäßigkeit meist nur 7–10, selten 12 Zellen enthalten. Die Zellen der subepidermalen Hydropotenschicht sind natürlich entsprechend ihrer bedeutenderen Größe viel weniger zahlreich.

In der Anatomie der einzelnen Hydropotenzellen verhalten sich die Aponogeton-Arten in mancher Hinsicht etwas anders als die Alismataceen, so daß es zweckmäßig ist, beide Gruppen getrennt zu betrachten.

Die Form der Epidermiszellen in typischen kurzen Hydropoten bei den Alismataceen (Fig. 2 und 4, S. 303, bezw. S. 305) ist in der Regel eine mehr oder minder isodiametrisch-polygonale, seltener eine mehr längliche oder eine rechteckige bis quadratische, wie letzteres besonders in den Hydropoten von *Elisma* der Fall ist. Die Seitenränder sind gerade oder nur leicht gebogen, nur am Rande ist die Biegung vielfach stärker und zwar vor allem da, wo es die Abrundung der ganzen Hydropote fordert. Durch ihre einfache Gestalt und vor allem durch die Form der Seitenränder unterscheiden sich die Hydropotenzellen meist gut von den regulären Epidermiszellen desselben Blattes. So besitzen diese letztgenannten Zellen bei *Sagittaria* meist annähernd polygonale Umrisse mit leicht undulierten Seitenrändern, bei *Caldesia* und *Lophotocarpus* (vgl. Fig. 2 und Fig. 4) sind die Zellen unregelmäßig gestaltet mit stark gebuchteten Seitenrändern; *Elisma* besitzt rechteckige bis quadratische Epidermiszellen mit leicht undulierten Seitenrändern. Am geringsten ist der Unterschied bei

Alisma, wo die regulären Epidermiszellen polygonale Gestalt mit graden oder gebogenen Seitenrändern aufweisen.

Wie in der Gestalt weichen reguläre und Hydropotenzellen meist auch beträchtlich in ihrer Größe von einander ab und zwar in der Weise, daß letztere stets kleiner sind als erstere, wie wir dies ja auch bereits bei den langen Hydropoten beobachtet haben. In folgender Übersicht sind sich die mittleren Flächendimensionen kurz gegenübergestellt.

	Mittlerer Flächendurchmesser bezw. Flächendimensionen	
	der Hydropoten-epidermis-zellen	der regulären Epidermis-zellen
Caldesia parnassifolia	23—30	70
Sagittaria sagittifolia	30—40	60
Alisma Plantago	20—35	30 - 60
Elisma natans	Länge 30 manchmal mehr Breite 15—25	Länge 45—75 Breite 25—40
Lophotocarpus guyanensis var. *typicus*	45	60—90
var. *madagascariensis*	22	31—47
L. Seubertianus	30	45—60

Die Höhe der Epidermiszellen in den Hydropoten weicht nicht oder nur wenig von derjenigen der regulären Epidermiszellen ab. In letzterem Falle ist dann die Hydropotenzelle stets niedriger.

Bei *Caldesia* z. Beisp. beträgt die Höhe bei beiden Zellen 20—28 μ, bei *Sagittaria* an den Hydropotenzellen 20—22 μ, an den regulären Zellen ca. 25 μ, bei *Elisma* bezw. 30 und 40 μ.

Die Wände der Hydropotenzellen sind ringsum sehr gut mit „Substanz“ imprägniert, am meisten wie stets die Außenwand. Diese ist auch in der Regel dicker, als die entsprechenden Wände der regulären Epidermiszellen, bei *Elisma*, stellenweise sogar ums Doppelte, sonst aber ist der Unterschied nach dieser Richtung meist nur ein geringer.

Seiten- und auch Innenwände der Hydropoten sind gegenüber den regulären Zellen kaum merklich verdickt und besitzen wie vor allem auch die Außenwände leicht gelbliche Farbe.

Bei *Sagittaria* und bei *Elisma* sind in einzelnen Zellen kleine körnige Anlagerungen innen an der Außenwand vorhanden, die bei *Sagittaria* ein wenig größer sind als bei *Elisma*. Es ist dies eine ähnliche Erscheinung, wie wir sie besonders stark ausgeprägt bei *Limnanthemum nymphaeoides* finden werden. Außerdem konnte ich bei den untersuchten Hydropoten, namentlich bei *Sagittaria*, stellenweise im inneren Teile der Außenwand eine dünne Lamelle von besonders dichter Konsistenz unterscheiden, welche der Lamelle *i* in den Hydropoten der Winterknolle von *Sagittaria* (Fig. 1, S. 297) entspricht. Nach Behandlung mit konz. Schwefelsäure wurden in der Außenwand der Hydropotenzellen von *Sagittaria* und *Caldesia* an Flächenschnitten nicht selten mäßig große hellere Stellen von ovaler bis rundlicher Gestalt sichtbar, von denen meis je eine seltener zwei bis drei auf eine Zelle trafen. Hier war offenbar weniger Substanz in die Wand (speziell in eine mittlere Lamelle *m*) eingelagert als in den benachbarten Teilen.

Die Wände der regulären Epidermiszellen enthalten bei den angeführten Arten mit Ausnahme von *Elisma natans* keine Imprägnierung. Bei dieser Pflanze allein waren die Wände der oberseitigen wie unterseitigen Epidermiszellen an den von mir untersuchten Spreiten leicht von einer Substanz imprägniert, die sich gegen konz. Schwefelsäure, Eau de Javelle, Phloroglucin und Salzsäure, sowie gegen Sudan III ebenso verhielt als die „Substanz" der Hydropoten. Die Kutikula an diesen Zellen war völlig normal.

Die chemisch veränderte Kutikula der Hydropotenzellen bleibt an den meisten Hydropotenzellen als dünnes Häutchen auch im Alter sichtbar. Manchmal aber geht sie in den mittleren Teilen größerer Hydropoten völlig zugrunde, was ich besonders bei *Sagittaria*, in geringerem Maße bei *Caldesia* beobachtet habe. Die Farbe der Kutikula an den Hydropotenzellen ist in der Regel bräunlich-gelb, während dieselbe an den übrigen Epidermiszellen meist weißlich oder farblos ist.

Im Innern der in Rede stehenden Zellen findet sich eine verhältnismäßig sehr beträchtliche Menge von Plasma mit einem schönen rundlichen Zellkern und einer großen Menge von Chloroplasten, einer größeren, als sie in den regulären Epidermiszellen enthalten ist. Bei *Sagittaria* sind die Chloroplasten der Hydropotenzellen im Durchschnitte etwas kleiner als die der übrigen Zellen und besitzen gelbgrüne Farbe, während die anderen mehr blaßgrün erscheinen. Mit Jod-Jodkalium konnten in allen Chlorophyllkörnern der regulären Epidermiszellen kleine Stärkekörner nachgewiesen werden, die Chloroplasten der Hydropotenzellen dagegen ließen solche merkwürdigerweise gänzlich vermissen. Im Gegensatz hierzu zeigten sich bei *Caldesia* in den zahlreichen Chlorophyllkörnern der Hydropoten-Epidermiszellen mit Jod-Jodkalium ganz kleine Stärkekörner; es ist das übrigens die einzige Pflanze, an der ich bisher mit Sicherheit Stärke in den Chloroplasten der Hydropoten-Epidermis konstatieren konnte.

Die einzelnen, mit all' den eben besprochenen Eigenschaften ausgestatteten Epidermiszellen reihen sich nun, wie schon angedeutet, in ganz bestimmter Weise innerhalb einer Hydropote aneinander und zwar so, wie es der Form der letzteren und derjenigen der einzelnen Zellen entspricht. Da die vorherrschende Gestalt dieser Zellen eine unregelmäßig polygonale ist, fügen sie sich auch meist regellos zusammen, ohne irgendwelche Reihen zu bilden; wohl aber gewahrt man sehr oft kleine Gruppen von Zellen, welche noch ungefähr in der Weise beisammen liegen, wie sie aus einer gemeinsamen Mutterzelle durch verschiedenartige Teilungen entstanden sind.

Auch in den erwähnten, oft sehr lang gestreckten Hydropoten an den Nerven 2. Ordnung von *Caldesia* und *Sagittaria* ist diese unregelmäßige Ordnung der Zellen am häufigsten gegeben, wodurch sie sich wesentlich von den typischen langen Hydropoten unterscheiden. Freilich finden sich daneben in derartigen Hydropoten nicht allzu selten Stellen, wo sich rechteckig bis quadratisch geformte Zellen in meist nur relativ kurzen Längsreihen aneinanderschließen; hier muß dann von Übergängen zwischen kurzen und langen Hydropoten gesprochen werden.

In den meist ziemlich schmalen Hydropoten von *Alisma Plantago* und mehr noch bei denen von *Elisma natans* weisen die Zellen auch sehr häufig eine gewisse Anordnung in Längsreihen auf, doch sind diese nicht nur ungleich kürzer, sondern auch viel unregelmäßiger als bei den langen Hydropoten. Sie kommen hier nur dadurch zustande, daß überhaupt sämtliche Epidermiszellen des Blattes und natürlich auch bereits deren Mutterzellen in mehr oder weniger regelmäßigen Reihen parallel zu den Nerven 1. und 3. Ordnung streichen. Die Enden der länglichen Hydropoten sind überdies stets sehr gut abgerundet, was ich bei den eigentlichen langen Hydropoten nie in gleicher Weise beobachtet habe.

Manche Analogie mit den Epidermiszellen der Hydropoten haben deren subepidermale Zellen aufzuweisen.

Ihre Form ist von der Fläche gesehen polygonal oder rechteckig, oft nach irgend einer Seite etwas verlängert mit meist geraden oder einfach gebogenen Seitenrändern; die letzteren sind nur bei *Lophotocarpus guyanensis* var. *lappula* und in geringerem Maße bei den anderen Varietäten derselben Art unregelmäßig grob gewellt. Ihre Flächenausdehnung beträgt das Doppelte bis Vierfache der zugehörigen Epidermiszellen. Im Querschnitt (vgl. Fig. 6) sind sie rechteckig-oval bis rundlich und besitzen auch stets eine ziemlich beträchtliche Höhe.

Mit den Seitenwänden schließen sie meist lückenlos aneinander, nur am Rande der Hydropote nähern sie sich in der Form den locker aneinander gefügten regulären Zellen des Schwammgewebes.

Wo über einer Hydropote ein Gefäßbündel hinstreicht, sind die unmittelbar darunterliegenden subepidermalen Zellen der Hydropoten, namentlich soweit sie direkt an Zellen der Gefäßbündelscheide grenzen, meist von mehr rechteckiger Gestalt, parallel zum Gefäßbündel geordnet und häufig ziemlich stark in der Richtung des letzteren verlängert.

Dies ist am stärksten ausgeprägt bei *Caldesia* (vgl. auch Fig. 6), wo die Gefäßbündel näher über der unterseitigen Epidermis hinziehen als bei den übrigen Arten. Die fraglichen subepidermalen Zellen sind hier oft 3—5 mal länger als breit und gleichen auf diese Weise stark den darüber liegenden Scheidezellen, welche an der Unterseite der Bündel meist nur eine recht geringe Höhe und oft leicht sklerenchymatisch verdickte Wände besitzen. Diese schmalen subepidermalen Hydropotenzellen von *Caldesia* laufen in 2—3 Reihen nebeneinander her und gehen da, wo die Hydropote noch weiter seitlich vom Nerven sich ausdehnt, nach dieser Richtung hin in mehr isodiametrische Formen über.

Ein Vergleich dieser subepidermalen Zellen mit den regulären Zellen derselben Schicht und analoger Lage ist wie bei der Epidermis so auch hier von größter Wichtigkeit. Während in der

Epidermis das Volumen der Hydropotenzellen stets beträchtlich geringer ist als jenes der regulären Zellen, ist hier gerade das Gegenteil zu konstatieren. Zwar sind die Flächendurchmesser im wesentlichen bei beiden in Rede stehenden subepidermalen Zelltypen die gleichen, doch nehmen die regulären Zellen in der Fläche überall sehr zahlreiche, oft weite Interzellularen zwischen sich und berühren sich nur durch mehr oder weniger breite, kürzere oder längere Arme. Die Höhe der Zellen ist in beiden Fällen ungefähr die gleiche, nur bei *Elisma* fand ich sie für die regulären Zellen geringer.

Bei *Caldesia* waren subepidermale Hydropotenzellen mittlerer Größe nahe einem Gefäßbündel 60—90 μ lang und 30—40 μ breit. Bei *Sagittaria* schwankte der Flächendurchmesser der nämlichen Zellen zwischen 45—110 μ; am häufigsten betrug er 70 μ. Bei *Lophotocarpus guyanensis* var. *typicus* fand ich für denselben 45—80 μ, bei var. *madagascariensis* ca. 47 μ, bei *L. Seubertianus* 60—90 μ.

Bei *Elisma* sind die subepidermalen Zellen meist rechteckig, wobei an dem untersuchten Blatte die Länge ca. 90 μ, die Breite ca. 45 μ betrug.

Die ähnlich gestalteten Zellen von *Alisma Plantago* waren durchschnittlich 45—60 μ lang und 35 μ breit.

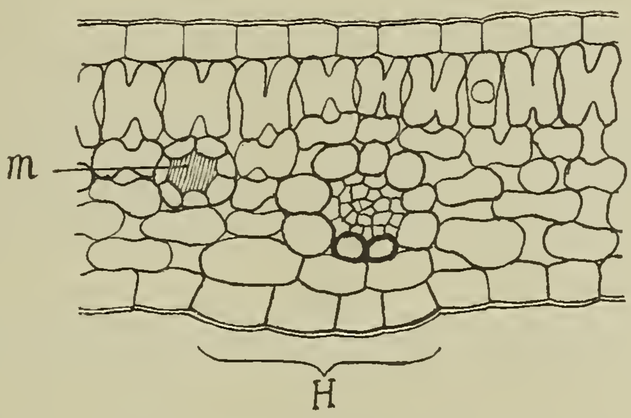


Fig. 6. *Caldesia parnassifolia*, Blattquerschnitt.
H Hydropote unter einem Nerv 2. Ordnung. *m* Milchsaftgang. Vergr. 150.

Die Höhe der subepidermalen Hydropotenzellen maß bei *Caldesia* 22—25 μ bei *Sagittaria* 28—34 μ, bei *Elisma* 30—50 μ. Bei letzterer Pflanze betrug die Höhe der regulären Zellen derselben Schicht nur 16—31 μ; bei den übrigen Arten war kein nennenswerter Unterschied zu bemerken.

Die Wände der subepidermalen Hydropotenzellen besitzen meist ungefähr die nämliche Dicke als die angrenzenden Zellen des Schwammgewebes; nur bei *Elisma* waren sie deutlich ein klein wenig dicker. Imprägnierung ist wohl in der Mehrzahl der Fälle, wenn oft auch nur schwach, vorhanden und erstreckt sich dann meist auf sämtliche Wände.

Am schönsten konnte ich diese Imprägnierung an frischen Schwimmblättern von *Sagittaria* und an solchen von *Elisma* beobachten, wo sie nur ganz selten zu fehlen scheint. Bei *Lophotocarpus* dagegen ließ sich an dem Herbarmaterial, das mir allein zur Verfügung stand, nur ziemlich selten deutliche Imprägnierung der subepidermalen Schichten nachweisen. Bei *Caldesia* fehlte dieselbe ebenso häufig gänzlich, in anderen Fällen erstreckte sie sich nur auf die langgestreckten Zellen unter dem Gefäßbündel. Bei *Alisma* war sie in der Regel nicht vorhanden.

Der Inhalt der subepidermalen Hydropotenzellen besteht aus einem kräftigen Plasmaschlauch mit Zellkern und großen Vakuolen. Chloroplasten und auch Stärkekörner sind sehr häufig in geringer Zahl im Plasma bemerkbar.

Gegenüber den eben besprochenen Hydropotenzellen der Alismataceen stellen diejenigen von *Aponogeton distachyus* und *A. ulvaceus* (cf. Fig. 5, S. 306, und Fig. 7) in mancher Beziehung einen eigenen Typus dar.

Die Gestalt der Epidermiszellen in den Hydropoten dieser beiden Pflanzen ist im allgemeinen eine rechteckige, seltener eine polygonale oder quadratische, mit vorwiegend geraden Seitenrändern, wobei der längere Durchmesser der rechteckigen Zellen in der Regel parallel zur Längsrichtung der Hydropoten und somit auch zu jener des ganzen Blattes steht. Diese Zellform wird dadurch bedingt, daß die länglich-rechteckigen Mutterzellen, die natürlich bereits in der angegebenen Richtung streichen, sich fast nur durch Längs- und Querteilungen in mehrere Tochterzellen zerlegen. Die letzteren bleiben innerhalb der Hydropoten vielfach derart miteinander zu einer Gruppe vereinigt, daß man auch im Alter ihre gemeinsame Abstammung deutlich erkennen kann, was wir ja auch bereits bei Alismataceen angetroffen haben. Eine durchgehende Anordnung der einzelnen Zellen in regelmäßigen Längsreihen kommt auf diese Weise nicht zustande.

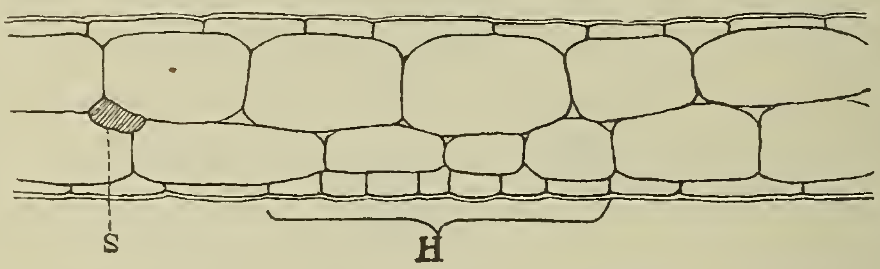


Fig. 7. *Aponogeton ulvaceus.* Blattquerschnitt mit Hydropote *H* und Sekretschlauch *s*. Vergr. 250.

Die regulären Zellen sind bei *Aponogeton distachyus* polygonal bis rechteckig, in der Regel in der Längsrichtung des Blattes etwas gestreckt, mit meist leicht gebogenen Seitenrändern. Bei *A. ulvaceus* sind sie etwas mehr unregelmäßig gestaltet und besitzen stärkergebogene bis leicht undulierte Seitenränder.

Die Flächenausdehnung der Epidermiszellen der Hydropoten ist im Verhältnis zu jener der regulären Epidermiszellen eine sehr geringe, wie folgende kleine Tabelle zeigt:

	Hydropotenzellen		reguläre Epidermiszellen	
	Länge	Breite	Länge	Breite
Aponogeton distachyus	30—45	18—38	45—90	30—60
A. ulvaceus	15—25	12—18	30—60	18—30

Die Höhe der Epidermiszellen ist bei beiden Arten in den Hydropotenzellen ein wenig größer als im regulären Gewebe. Sie beträgt bei *A. ulvaceus* im ersten Falle meist 6—9 μ, bei den regulären Epidermiszellen dagegen in der Regel nur 3—7 μ.

Die Außenwände der Hydropotenzellen sind relativ dünn, immerhin aber etwas dicker als in den Nachbarzellen, die Seitenwände sind ebenso ziemlich zart. Bei *A. ulvaceus* ließen all die genannten Hydropotenwände stellenweise kleine knotige Verdickungen erkennen. Die Imprägnierungssubstanz ist in sämtlichen Wänden in sehr reichlichem Maße vorhanden. Die natürliche Farbe der Zellwände ist braun-gelblich, im Alter oder im getrockneten Zustande dunkler, wodurch die Hydropoten schon mit der Lupe sichtbar werden. Eine Kutikula konnte ich an älteren Hydropoten von *A. ulvaceus* an Querschnitten nur an den randlichen Zellen, nie aber im mittleren Teile entdecken.

Der Inhalt der Epidermiszellen der Hydropoten von *A. ulvaceus* ist vor allem durch gänzlichen Mangel an vollentwickelten Chlorophyllkörnern ausgezeichnet; wohl aber enthält er solche rudimentären Charakters in geringer Menge.

Die subepidermalen Zellen der Hydropoten besitzen bei beiden Aponogetonarten rechteckige bis quadratische oder polygonale Gestalt, wogegen die regulären Zellen derselben Schicht fast nur polygonale Formen aufweisen. Sämtliche Zellen, auch die regulären, stoßen (letztere im Gegensatz zu den analogen Zellen der Alismataceen) lückenlos aneinander. Die Größe der Hydropotenzellen ist eine verhältnismäßig recht geringe. Sie ist bedeutend geringer, als die der übrigen subepidermalen Zellen, eine Erscheinung, durch welche die kurzen Hydropoten der beiden Aponogetonarten wesentlich von denen der Alismataceen und auch anderer Familien abweichen.

	Subepidermale Hydropotenzellen		Reguläre subepidermale Zellen	
	Flächendurchmesser	Höhe	Flächendurchmesser	Höhe
Aponogeton distachyus	25—60		74—120	
A. ulvaceus	25—37	12—20	47—62	25—28

Die Zellwände sind dünn und nur bei alten Hydropoten ringsum imprägniert. Bei jüngeren, aber auch schon ausgewachsenen Hydropoten findet sich in der Regel nur in den Außen- und Seitenwänden deutliche Imprägnierung.

Wie in der Epidermis finden sich bei *A. ulvaceus* auch in den subepidermalen Hydropotenzelllen keine ausgebildeten Chloroplasten, sondern nur einige rudimentäre, im Gegensatz zu den seitlich angrenzenden regulären Parenchymzellen, welche zahlreiche schöne Chlorophyllkörner besitzen.

β. Hydropoten an subepidermalen Milchsaftgängen.

Eine besondere Art von Hydropoten stellen diejenigen dar, die ich bei der Butamacee *Hydrocleïs Commersoni* und der Alismatacee *Damasonium alisma* an der Unterseite der Schwimmblätter im Gefolge subepidermaler Milchsaftgänge gefunden habe.

1. Verteilung und Gestalt der Hydropoten.

In jedem der langgestreckten Felder, die an den genannten Blattflächen von je 2 benachbarten Nerven 1. Ordnung eingeschlossen werden, spannt sich unmittelbar über der Epidermis ein reichverzweigtes Maschenwerk ziemlich englumiger Milchsaftgänge aus, von denen jeder im Querschnitt 4—5 Epithelzellen besitzt. Die Systeme aneinandergrenzender Felder werden unter sich nur durch ziemlich wenige Gänge verbunden, die unter den Nerven 1. Ordnung kreuzen. In der Regel ziehen die Gänge frei, ohne Nerven 2. oder 3. Ordnung direkt zu begleiten, trotzdem aber werden sie von diesen in ihrer gesamten Anordnung deutlich beeinflußt.

Bei *Hydrocleïs* (Fig. 8), wo die quer verlaufenden Nerven 2. Ordnung besonders zahlreich und gut entwickelt sind, sind die Maschen der Milchsaftgänge nur in der Nähe des Hauptnerven in der Richtung des letzteren gestreckt, in den mehr seitlich gelegenen Feldern dagegen sind dieselben mehr isodiametrisch, von ovaler bis rundlicher oder rechteckiger bis quadratischer Gestalt, wobei einzelne Gänge tatsächlich nicht selten den Nerven 2. Ordnung folgen. Der Durchmesser einer einzelnen Masche beträgt ca. 1—2 mm.

Im Nervensystem von *Damasonium* andrerseits führen ebenso wie bei *Elisma* die mit den Nerven 1. Ordnung ungefähr gleich gerichteten Nerven 3. Ordnung bedeutend die Vorherrschaft gegenüber denen der 2. Ordnung, die hier nur in ziemlich weiten Abständen voneinander auftreten. Dementsprechend sind die Maschen der Milchsaftgänge fast durchgehend beträchtlich in der Richtung der Nerven 3. Ordnung in die Länge gezogen. Die einzelnen Gänge folgen ab und zu streckenweise diesen Nerven und bilden nahe den Nerven 2. Ordnung häufig Anastomosen. Die Länge einer Masche geht an Blättern mittlerer Größe bis zu 3 mm, die Breite mißt in der Regel nur ca. 1 mm.

All die Milchsaftgänge können in ihrem ganzen Verlaufe von längeren oder kürzeren Streifen oder Gruppen von Hydropotenzellen begleitet sein, derart, daß nach Färbung mit Fuchsinlösung an den betreffenden Blättern schon makroskopisch Systeme von schmalen Hydropoten sichtbar werden, die sich in den Hauptzügen genau mit dem oben geschilderten Maschenwerk der Milchsaftgänge decken. Nur längs der Nerven 1. Ordnung bleiben ganz schmale Streifen von diesen Hydropoten frei, so daß letztere nie mit den langen Hydropoten der genannten Nerven in direkte Verbindung treten. Bei näherer Betrachtung gewahrt man, daß die

Hydropotenstreifen längs der Milchsaftgänge sehr häufige, wenn auch meist nur ganz kurze Unterbrechungen erleiden, so daß die Länge der einzelnen Hydropoten in der Regel weniger als 1 mm und nur selten mehr als 3 mm beträgt.

Die Breite ist sehr wechselnd, aber doch im Durchschnitt ungleich geringer als die Länge und beträgt bei beiden Arten meist nur ca. 90—160 μ. Häufig treten indes vor allem dort, wo Milchsaftgänge anastomosieren oder wo solche enden, beträchtliche Verbreiterungen ein. Entsprechend dem Zug der Gänge sind die Hydropoten gerade oder gebogen, manchmal senden sie nach der Seite kurze Ausläufer ab, so daß ihre Form eine äußerst mannigfaltige sein kann. Hierdurch unterscheiden sie sich im allgemeinen stark von den eigentlichen langen Hydropoten, wenn auch einzelne längere Hydropotenstreifen an den Milchsaftgängen von *Damasonium* in mancher Beziehung an dieselben erinnern.

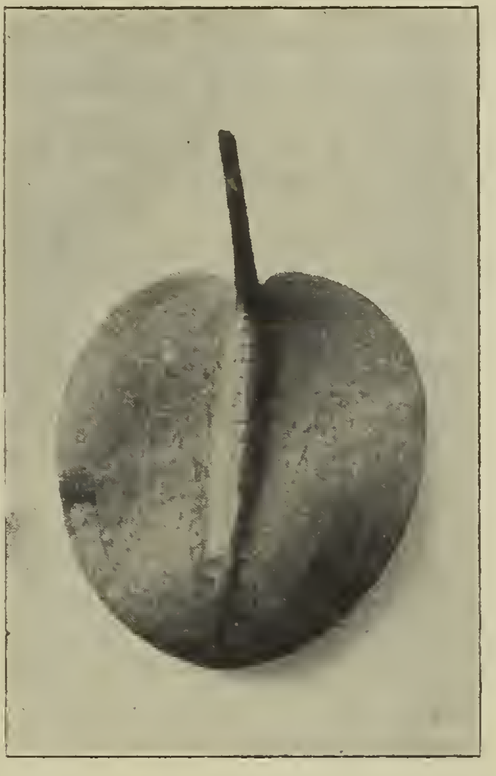


Fig. 8. *Hydrocleïs Commersoni.* Schwimmblatt, Unterseite. Hydropoten in Fuchsinlösung gefärbt. Schwach verkleinert.

In den größeren Maschen finden sich namentlich bei *Hydrocleïs* häufig einzelne kleinere Hydropoten von länglicher bis rundlicher Gestalt, die unabhängig von den Milchsaftgängen sind, sich aber häufig an Nerven anlehnen.

Eine eigene Schicht subepidermaler Hydropotenzellen ist längs der Milchsaftgänge in der Regel vorhanden.

2. Anatomie der einzelnen Hydropotenzellen.

Die Epidermiszellen der Hydropoten weichen bei *Hydrocleïs* und *Damasonium* in der Regel weniger in Gestalt und Größe von den regulären Epidermiszellen desselben Blattes ab, als dies bei den meisten bisher besprochenen Arten der Fall war.

Bei *Hydrocleïs* sind die fraglichen Hydropotenzellen meist unregelmäßig polygonal, selten rechteckig, isodiametrisch oder nach irgend einer Seite etwas gestreckt; die Seitenränder sind gerade oder einfach gebogen, manchmal auch ganz leicht gewellt. Die regulären Epidermiszellen haben ähnlichen Umriß, doch sind ihre Seitenränder fast stets unduliert, stellenweise nur leicht, sonst aber ziemlich stark.

Die Größe einer Hydropotenzelle beträgt im Flächendurchmesser ca. 30 μ, die einer regulären Epidermiszelle 40 μ; die Höhe mißt bei beiden Zelltypen ca. 25 μ.

Bei *Damasonium* ist die Form der Hydropotenzellen in der Epidermis meist länglich-polygonal bis rechteckig, nur selten isodiametrisch mit geraden oder leicht gebogenen Seitenrändern.

Die regulären Zellen sind meist im Verhältnis weniger gestreckt und besitzen gebogene oder leicht undulierte Seitenränder; im übrigen gleichen sie den Hydropotenzellen.

Die Größenverhältnisse der letzteren können sehr verschieden sein, da sich neben langen und schmalen nicht selten kürzere breite Zellen finden. So betragen Länge und Breite in den einen Fällen 90 μ bzw. 18 μ, in seltenen Fällen aber auch 45 μ bzw. 35 μ. Die regulären Epidermiszellen sind dagegen im Durchschnitt 60—90 μ lang und 30—73 μ breit.

Die Anordnung der Epidermiszellen ist ihrer Form gemäß bei *Hydrocleïs* innerhalb der Hydropoten ebenso wie auch im regulären Gewebe zumeist eine ganz willkürliche und nur ganz selten ist auf kurze Strecken hin eine Anordnung in Reihen sichtbar. Anders verhält sich *Damasonium*, wo auch die regulären Epidermiszellen ähnlich wie bei *Elisma* in mehr oder weniger deutlichen Längsreihen parallel zu den Nerven 1. und 3. Ordnung streichen. Hier verlaufen auch an den Milchsaftgängen die Epidermiszellen der Hydropoten häufig in Reihen, doch sind dieselben im allgemeinen nicht nur viel kürzer, sondern meist auch weniger regelmäßig, als bei den langen Hydropoten an den Nerven. Bei anderen Hydropoten, namentlich an besonders breiten Stellen, ist übrigens von einer solchen Anordnung nichts oder nur wenig zu bemerken.

„Imprägnierungssubstanz“ ist in allen Wänden der Epidermiszellen der Hydropoten reichlich vorhanden, vor allem in der ziemlich stark gelblich gefärbten Außenwand, die besonders bei *Hydrocleïs* oft doppelt so dick ist als jene der regulären Zellen. Die Kutikula ist an den Hydropoten völlig chemisch verändert, doch habe ich ein Schwinden derselben an älteren Hydropoten nicht beobachtet.

Der Inhalt der fraglichen Epidermiszellen ist ähnlich wie bei den früher beschriebenen Hydropoten. Bei *Hydrocleïs* sind in denselben zahlreiche kleinere Chloroplasten zu finden und zwar etwas mehr als in den regulären Epidermiszellen.

Unter den Epidermiszellen der Hydropoten finden sich vor allem die Milchsaftgänge, die im Querschnitt 4—5 niedrige Epithelzellen aufweisen. Die letzteren besitzen sehr zarte Wände, die sich nur ganz selten schwach mit der „Substanz“ imprägnieren.

Sie zeigen, nebenbei bemerkt, bei *Hydrocleïs* eine Höhe von ca. 9 μ, bei *Damasonium* eine solche von ca. 8 μ und besitzen oft sehr bedeutende Länge.

Das Lumen der Milchsaftgänge selbst mißt im Durchschnitt bei der ersteren Pflanze ca. 12 μ, bei der letzteren 9 μ.

Neben den Milchsaftgängen zieht sich bei jeder größeren Hydropote ungefähr soweit, als die Epidermiszellen derselben reichen, noch eine eigene Schicht subepidermaler Hydropotenzellen hin. Diese sind, wie bei den Hydropoten der früher besprochenen Alismataceen, sehr weitlumig, lückenlos aneinander schließend, von rechteckiger, seltener polygonaler Gestalt mit meist geraden oder leicht gebogenen Seitenrändern.

Der Flächendurchmesser einer solchen Zelle beträgt bei *Hydrocleïs* ca. 80 μ, ihre Höhe bis 45 μ. Bei *Damasonium* sind die subepidermalen Zellen dem ganzen Blattbau entsprechend fast immer etwas in der Längsrichtung der Hydropoten gestreckt und im Mittel ungefähr 70 – 90 μ lang und 60—75 μ breit.

Das reguläre subepidermale Gewebe besteht bei *Hydrocleïs* fast nur aus der untersten Lage meist einzellschichtiger Scheidewände, welche ziemlich große Lufträume im Schwammgewebe umschließen. Die einzelnen subepidermalen Zellen sind von länglicher Gestalt und besitzen im Durchschnitt wohl meist ein etwas geringeres Volumen, als die Hydropotenzellen derselben Schicht, wenn sie auch in der Regel ungefähr die nämliche Höhe aufweisen. Bei *Damasonium* sind die regulären subepidermalen Zellen von mittlerer Größe unregelmäßig flacharmig-sternförmig und nehmen ziemlich große Interzellularen zwischen sich. Hier wie auch bei *Hydrocleïs* ist also ein ganz beträchtlicher Unterschied zwischen den subepidermalen Zellen des regulären Gewebes und der Hydropoten vorhanden.

Die Wände der subepidermalen Hydropotenzellen sind dünn und in der Regel leicht imprägniert; indes habe ich bei *Damasonium* seltener schöne Imprägnierung angetroffen als bei *Hydrocleïs*.

γ. Hydropoten an den Luftblättern mehrerer Echinodorus- und Sagittaria-Arten.

Sämtliche bisher betrachteten Hydropoten haben ihren Platz an Pflanzenteilen, die mit dem Wasser in direkter Berührung stehen. Im Gegensatz hierzu fand ich eine Reihe von exotischen sumpfbewohnenden Alismataceen, welche an der Unterseite ihrer Luftblätter Hydropoten besitzen, und wenn auch diese Organe nur von sehr geringer Ausdehnung und ziemlich spärlich über die Blattfläche zerstreut sind, so sind sie doch namentlich in theoretischer Beziehung von großem Interesse.

Die Arten, welche hier vor allem in Betracht kommen, sind folgende:

Echinodorus subalatus; E. spec., den ich unter dem Namen *E. subalatus* Griseb. aus der Gärtnerei von Henkel in Darmstadt bezog; ferner *E. humilis, E. intermedius, E. radicans, E. ellipticus f. γ ovata* und *f. δ minor*, sowie *Sagittaria chilensis* und *S. pugioniformis.*

Die Grundform des Blattes von den meisten dieser Arten ist eine lanzettliche, nur bei *Echinodorus humilis* ist sie breit-oval, bei *E. radicans* breit-eirund mit nierenförmiger Basis, bei *E. ellipticus f. γ ovata* und *f. δ minor* eine lang- bezw. kurz-elliptische.

Als Untersuchungsmaterial standen mir für *Echinodorus subalatus* und *Sagittaria pugioniformis* Blätter aus dem Kgl. botanischen Garten zu München-Nymphenburg, für *Ech. spec.* und *Sag. chilensis* solche aus der Gärtnerei von Henkel in Darmstadt zur Verfügung. Von den übrigen Arten lagen mir authentisch bestimmte Exemplare aus dem Herbarium Monacense und dem Herbarium Erlangense vor.

Der morphologische Typus aller hierher gehöriger Hydropoten ist ein recht einfacher und gleichmäßiger, sodaß sie in ihrer anatomisch-morphologischen Beschaffenheit ohne Schwierigkeit gemeinsam betrachtet werden können.

Besonders charakteristisch für dieselben ist, daß sie stets nur aus einer sehr geringen Zahl ziemlich kleiner Zellen bestehen und somit einen recht geringen Umfang haben. Die größten Hydropoten, die ich vereinzelt beobachtete, — es waren dies solche von *Ech. subalatus*, *E. humilis* und *Sag. chilensis* — enthielten 10 Zellen, in der Regel aber zählte ich viel weniger, oft nur 1 bis 2 Zellen. So besaßen die Hydropoten von *Ech. subalatus* meist 4 – 8 Zellen, die von *E. spec.* 3—5, von *E. humilis* 4—9, von *E. intermedius* 5, von *E. radicans* 3—4, von *E. ellipticus* 2—7, von *Sagittaria chilensis* 3—6 und von *S. pugioniformis* 3—7 Zellen.

Die Form der Hydropoten ist meist eine gut umgrenzte und je nach der Lage eine ovale bis längliche. Die letztere Form ist hauptsächlich an den größeren Nerven 1. und zum Teil auch 2. Ordnung zu finden, wo die regulären Epidermiszellen sehr langgestreckte Gestalt besitzen und die genannten Hydropoten dadurch entstanden sind, daß sich einfach eine längliche Mutterzelle mehrmals der Quere nach teilte und an den Enden sich abrundete. Häufiger sind indes mehr ovale Formen, die teilweise auch an den erwähnten größeren Nerven, meist aber an kleineren auftreten.

Den Ort, an dem sich diese Hydropoten finden, bilden also die Nerven jeder Ordnung an der Blattunterseite; am meisten bevorzugt sind aber Nerven mittlerer Größe. Bei den Echinodorus-Arten habe ich Hydropoten nie an stark vorspringenden Teilen der Nerven 1. Ordnung, speziell des Hauptnerven, beobachtet, während sie andererseits in vielen Fällen, namentlich bei den Sagittaria-Arten auch nicht an kleinen Nerven 3. Ordnung auftreten. Bei *Ech. subalatus* fand ich vereinzelte Hydropoten an subepidermalen Milchsaftgängen, bei keiner Art aber konnte ich solche mit Sicherheit in den Areolen konstatieren.

Die Reichlichkeit der Hydropoten ist bei allen Arten eine geringe; am geringsten ist sie bei *Ech. humilis*, wo man oft große Strecken absuchen muß, ehe man eine Hydropote findet.

Die einzelnen Hydropotenzellen in der Epidermis sind polygonal oder kurzrechteckig gestaltet; die Seitenränder sind gerade und meist nur da, wo es die Abrundung der ganzen Hydropote am Rande erfordert, gebogen. An den stärkeren Nerven sind bei *Ech. subalatus* und einigen anderen Arten die Hydropotenzellen stellenweise leicht über die Umgebung vorgewölbt und können ab und zu fast papillenartigen Charakter annehmen.

Die regulären Epidermiszellen in der Umgebung der Hydropoten sind an den größeren Nerven, wie schon hervorgehoben, langgestreckt, oft mit zugespitzten Enden und mit geraden Seitenrändern. An den kleineren Nerven, die kein eigenes Begleitwebe besitzen, besteht der Unterschied in der Gestalt zwischen regulären und Hydropotenzellen hauptsächlich darin, daß erstere je nach der Art eine mehr oder minder starke Undulierung der Seitenränder aufweisen. Nur bei *Ech. humilis* haben die polygonal bis rechteckig geformten Epidermiszellen auch gerade oder gebogene Seitenränder; trotzdem fallen die Hydropoten durch Anordnung und Größe ihrer Zellen in die Augen.

Die Flächenausdehnung der Hydropotenzellen ist, wie zu erwarten, eine weit geringere, als die der regulären Zellen der nämlichen Lage. Einige Zahlen sollen das erläutern:

	Ort	Hydropoten-Epidermiszellen		Reguläre Epidermiszellen	
		Länge	Breite	Länge	Breite
Echinodorus subalatus	a) größere Nerven	oftnur20	20—25	150	20—30
	b) Nerven 3. Ordnung	30	30	60	60
E. spec.	größere Nerven	25—40	20—30	90-140	20 - 30
E. humilis	Nerven 3. Ordnung	30	30	60—75	45
E. radicans	größere Nerven	45	45		
Sagittaria chilensis	Nerven 1. Ordnung	oftnur18	25—30	70	40
S. pugioniformis	Nerven 1. Ordnung	18—30	15—30	105	30

Die Höhe der Hydropotenzellen ist ungefähr die nämliche oder infolge der leichteren Vorwölbung eine etwas größere, als die der regulären Zellen in der Umgebung.

Die Anordnung der Hydropotenzellen in der Epidermis ist im allgemeinen einfach eine derartige, wie es das Zustandekommen einer kleinen ovalen oder länglichen, gut umgrenzten Gruppe erfordert, wobei nicht selten die Zellen innerhalb der Hydropoten eine einzige kurze Reihe bilden.

Subepidermale Hydropotenzellen, die morphologisch von den regulären Zellen derselben Lage abgewichen wären, habe ich nur in ganz seltenen Fällen beobachtet. Besonders schön sah ich sie bei *Echinodorus humilis*. Hier befanden sich an den untersuchten Blättern unter den Hydropotenzellen der Epidermis solche, die beträchtlich größer und viel mehr abgerundet waren, als die angrenzenden regulären Zellen, allerdings aber nicht, wie dies bei den Schwimmblättern der Alismataceen der Fall ist, lückenlos an einander stießen, sondern Interzellularen zwischen sich nahmen.

Untersucht man nun die angeführten Arten mit Hilfe von konz. Schwefelsäure auf die Imprägnierung der Zellwände von Hydropoten und regulären Epidermiszellen, sowie ferner unter Anwendung von Fuchsinlösung auf die Funktionsfähigkeit der genannten Organe, so ergeben sich plötzlich sowohl zwischen den Arten selbst wie auch zwischen den einzelnen Hydropoten große Unterschiede.

An den Blättern von *Echinodorus subalatus*, *E. spec.* und *Sagittaria pugioniformis,* die ich aus den oben erwähnten Gärten lebend zur Verfügung hatte, waren die Wände sämtlicher Epidermiszellen oberseits wie unterseits, von den Schließzellen der Spaltöffnungen abgesehen, ziemlich gleichmäßig von einer Substanz imprägniert, für die ich wieder die nämlichen Reaktionen erhielt wie für die Imprägnierungssubstanz der Hydropoten. Am stärksten infiltriert erwiesen sich die Epidermiszellen größerer Nerven, wo übrigens auch die regulären subepidermalen Zellen leichte Imprägnierung besaßen. Unter diesen Umständen ist es natürlich, daß auch sämtliche Hydropotenzellen, und zwar sowohl die der Epidermis wie die der darunter liegenden Schichten, in den Wänden eine reichliche Menge der „Substanz“ enthielten.

Trotzdem aber ließ sich mit Leichtigkeit nachweisen, daß ein ziemlich großer Teil dieser Hydropotenzellen rudimentären Charakter trug. Ließ man lebende Blätter der 3 Arten einige Zeit (ca. 20 Minuten lang) in verdünnter Fuchsinlösung untergetaucht liegen, so ergab sich folgende Erscheinung:

Zahlreiche Hydropoten hatten sich in all ihren Teilen rot gefärbt; die Farblösung war in die inneren Zellwände eingedrungen, ein deutliches Zeichen dafür, daß hier an allen Epidermiszellen der Hydropoten eine chemisch veränderte Kutikula vorhanden war, und wir hier vollwertige Hydropoten vor uns hatten. Bei anderen Hydropoten nahmen einige oder mehrere Zellen keinen Farbstoff auf und ebenso verhielten sich in ziemlich zahlreichen Fällen ganze Zellgruppen, die man morphologisch ohne Zweifel als Hydropoten ansprechen mußte. Die Kutikula hatte an den Hydropotenzellen wie an den regulären Epidermiszellen trotz der Imprägnierung keine chemische Veränderung erlitten, wodurch also diese Organe ganz oder teilweise rudimentären Charakter erhielten.

An einem Exemplar von *Echinodorus subalatus f. major* (Martius, Brasilia Prov.) aus dem Herbarium Monacense waren zwar die Hydropoten an den unterseitigen Nerven gut imprägniert, die regulären Epidermiszellen aber zeigten merkwürdigerweise keine oder nur geringe Spuren von Imprägnierung.

Bei den untersuchten lebenden Blättern von *Sagittaria chilensis* besaßen die beschriebenen Organe in der überwiegenden Mehrzahl ganz oder wenigstens teilweise vollwertigen Hydropotencharakter.

Ihre Zellen hatten sämtlich sehr gut imprägnierte Wände und färbten sich mehr oder weniger vollzählig in Fuchsinlösung rot. Diese eigentlichen Hydropoten, die hier hauptsächlich nur an größeren Nerven 1. und 2. Ordnung auftraten, waren stets von einem ziemlich breiten Strich von Epidermiszellen umgeben, die stellenweise durch geringere Flächenausdehnung sich den Hydropotenzellen näherten, im übrigen aber die Form der regulären Epidermiszellen besaßen. Die Wände dieser Zellen zeigten ebenfalls eine deutliche Imprägnierung, die von der Hydropote nach außen zu langsam schwächer wurde, und ähnlich verhielt es sich in der subepidermalen Schicht. Die regulären Zellen in Epidermis und subepidermaler Schicht, die außerhalb der genannten Ringe lagen, waren ohne Imprägnierung. Die Zahl der Zellen mit imprägnierten Wänden, die beispielsweise eine Hydropote von 5 Zellen umgaben, betrug häufig gegen 20. Die Kutikula dieser Zellen war aber sets völlig normal.

Echinodorus humilis besaß an den mir vorliegenden Blättern (aus dem Herbarium Erlangense) leichte Imprägnierung der Zellwände nur in den Hydropoten und zwar hier sowohl in der Epidermis wie in der subepidermalen Schicht; im entsprechenden regulären Gewebe war solche nicht zu finden. Nach vorsichtigem Aufhellen mit Kalilauge und Auswaschen mit Wasser färbten sich in Fuchsinlösung an ganzen Blattstückchen die Hydropotenzellen rascher als die regulären Epidermiszellen, ein Umstand, der auf eine metamorphosierte Kutikula an den Hydropoten und somit auf Vollwertigkeit der letzteren schließen ließ.

Bei *Echinodorus intermedius* und *E. radicans* (untersuchte Pflanzen aus dem Herbarium Monacense) verhielt sich ein Teil der Hydropoten ähnlich, wie die soeben beschriebenen von *Echinodorus humilis.* Sie besaßen eine wenn auch meist nur ganz schwache Imprägnierung ihrer Zellwände und eine chemisch veränderte Kutikula. Bei einem anderen Teile der Hydropoten dagegen ließ sich in den Wänden keine Spur von Imprägnierungssubstanz entdecken und ebenso schien die Kutikula derselben chemisch unverändert zu sein; diese Hydropoten sind offenbar auch als rudimentär zu bezeichnen. Die reguläre Epidermis zeigte bei beiden Arten nur an größeren Nerven stellenweise ganz leichte Imprägnierung.

Die Erklärung der eben geschilderten Erscheinung stößt auf verschiedene Schwierigkeiten, doch dürfte folgende Annahme wohl am meisten Wahrscheinlichkeit für sich haben. Alle die beschriebenen kleinen Hydropoten haben von vornherein die Möglichkeit, sich zu vollwertigen Organen zu entwickeln. Diese Entwicklung erfolgt aber nur dann in ihrem ganzen Umfange, wenn die Bedingungen hierfür besonders günstig gelagert sind, vor allem also, wenn das Blatt zu rechter Zeit hinreichend lange mit Wasser in Berührung kommt. All die oben angeführten Arten sind Sumpfpflanzen, die, soweit es mir bekannt wurde, am besten in seichtem Wasser gedeihen, und da ist es sehr leicht möglich, daß die Luftblätter derselben durch Steigen des Wasserspiegels oder sonstige Umstände oft auf längere Zeit mit Wasser benetzt werden. Hierbei können sich an entsprechend alten Blatteilen die Hydropoten-Anlagen vollständig entwickeln und in Funktion treten. Auch Befeuchtung der Blätter mit Regen dürfte unter Umständen imstande sein, die nämliche Erscheinuug hervorzurufen. Andrerseits aber werden die Hydropoten wenigstens teilweise mehr oder weniger in der oben angegebenen Weise rudimentär bleiben, wenn eine genügend lange Einwirkung des Wassers auf dieselben nicht zustande kommt. Eine klare Lösung der Frage wird indes nur das Experiment geben können.

Die Tatsache, daß all die hier in Betracht kommenden Blätter nur immer zeitweise mit Wasser benetzt werden, macht es auch erklärlich, daß die Hydropotenanlagen nur eine so geringe Ausdehnung besitzen. Eine besonders günstige Folge dieser Kleinheit der Hydropoten für die Pflanze besteht darin, daß hierdurch an der Luft kein zu großer Verlust an Wasserdampf entstehen kann, wie er bei größeren Hydropoten möglich wäre, denn die metamorphosierte Kutikula bietet natürlich keinen genügenden Schutz gegen Verdunstung. Immerhin aber wird auch aus den kleinen Hydropoten am trockenen Blatte etwas Wasserdampf entweichen, so daß hier die nämlichen Organe je nach den Bedingungen Wasser aufnehmen oder gleich den Spaltöffnungen Wasser abgeben können.

Bei *Sagittaria pugioniformis* folgen ontogenetisch auf submerse Bandblätter nach und nach alle Übergangsformen bis zum „Luftblatt“ mit lanzettlicher Spreite, wodurch der Schluß berechtigt erscheint, daß die „Luftblätter“ auch phyllogenetisch sich von den genannten Bandblättern ableiten. Da nun die letzteren, wie in einem früheren Kapitel bereits dargelegt wurde, lange Hydropoten besitzen, ist es leicht verständlich, daß sich überhaupt Hydropoten an dem „Luftblatte“ finden. Freilich darf man aber nicht die kleinen Hydropoten desselben einfach als Überbleibsel jener langen Hydropoten betrachten, denn während letztere nur an Nerven 1. Ordnung zu finden sind, treten die Hydropoten des „Luftblattes“ auch häufig an solchen 2. Ordnung auf.

In ähnlicher Weise mögen vielleicht auch die Hydropoten am Luftblatt der angeführten Echinodorus-Arten, welche lanzettliche Spreite besitzen, zu erklären sein, wenn dort auch Übergangsformen zwischen submersen Bandblättern und Luftblatt nicht zu finden sind.

Anders als bei *Sagittaria pugioniformis* liegen die Verhältnisse bei *S. chilensis*, wo ein eigenartiger Knick an der Basis der Spreite darauf hinzudeuten scheint, daß sich dieses Blatt von einer Schwimmform herleitet. Die letztere mag wohl in Analogie mit *Sag. sagittifolia* sowohl an den Nerven 1. Ordnung wie auch an denen 2. Ordnung größere Hydropoten besessen haben, die sich aber dann bei der Entwicklung zum Luftblatt bis zu den gegenwärtig noch vorhandenen kleinen Hydropoten reduziert haben. Als wirklich rudimentäre Reste der früheren großen Hydropoten könnten dann die vorerwähnten imprägnierten Zellen im Umkreis der Hydropoten betrachtet werden.

δ. Entwicklungsgeschichte der Hydropoten am Schwimmblatt von *Sagittaria sagittifolia*.

Ehe wir die Monokotylen bis auf weiters verlassen, soll noch an einem ihrer Vertreter, nämlich an *Sagittaria sagittifolia*, die Entwicklung der Hydropoten am Schwimmblatt etwas eingehender betrachtet werden.

In frühen Stadien, in welchen das junge Blatt noch fest von den Scheiden älterer Blätter umschlossen ist, besteht seine ganze unterseitige Epidermis gleichmäßig aus sich teilenden Zellen, welche alle von einer dünnen Kutikula bekleidet werden, ohne jede Differenzierung. Wenn das Blatt noch nicht ganz die Hälfte seiner späteren Größe erreicht hat und sich allmählich anschickt, die Scheide zu verlassen, werden die ersten Anzeichen der künftigen Hydropote sichtbar. An einigen Stellen, vor allem an den Nerven am Rücken des Blattes, treten kleine Gruppen oder Züge von Zellen auf, welche deutlich mehr Plasma enthalten als die Umgebung und sich infolgedessen auch mit Jod dunkler färben. Bald bemerkt man, daß diese Zellen sich intensiver teilen, als die regulären Epidermiszellen ihrer Nachbarschaft, und während die letzteren nun schon bald ihre Teilungen verlangsamen und einstellen, teilen sich jene noch eine ganze Weile unvermindert weiter. Inzwischen ist das Blatt in das Wasser hinausgetreten, streckt sich dem Wasserspiegel entgegen und beginnt sich langsam zu entrollen. Im Mesophyll rücken die einzelnen Zellen mehr und mehr auseinander, größere oder kleinere Interzellularen zwischen sich nehmend, nur unter den Hydropoten-Anlagen der Epidermis bleiben die subepidermalen Zellen, die auch hier schon von Anfang an besonders plasmareich sind, lückenlos aneinander gefügt, auch nach Abschluß der Teilungen während des ganzen weiteren Wachstums. Wenn sich die Blatthälften schon auf ein gut Stück enfaltet haben, sind in den am weitesten vorgeschrittenen Hydropoten-Anlagen die Teilungen bereits beendet, die einzelnen Zellen dehnen sich noch um ein beträchtliches nach jeder Richtung und wölben sich in ihrer Gesamtheit ganz schwach über die reguläre Epidermisfläche vor. Gleichzeitig nähern sich auch die regulären Epidermiszellen selbst durch entsprechendes Wachstum und durch Undulierung der Seitenränder mehr und mehr ihrer endgiltigen Gestalt und Größe, und so treten denn die Hydropoten teils als lange, teils als kurze Hydropoten immer deutlicher in die Erscheinung. In den mittleren Teilen des Blattes längs der Mittelrippe ist diese Entwicklung zuerst vollendet. Die randlichen Teile folgen Schritt für Schritt nach, und erst wenn die Spreite sich ganz entfaltet hat, sind die Hydropoten allenthalben in ihrer äußeren Gestalt fertig.

Nachdem das wachsende Blatt die Scheide verlassen hat, und bereits einige Hydropoten begonnen haben, ihre Zellteilungen einzustellen, nimmt in diesen alsbald auch die Imprägnierung der Zellwände ihren Anfang. Zuerst läßt sich die „Substanz“ stets in einigen fertig geteilten mittleren Epidermiszellen der jungen Hydropote in geringer Menge konstatieren, und von hier aus dringt sie dann allmählich in alle übrigen Zellwände bis an das reguläre Gewebe hin vor. In den einzelnen Zellen werden in erster Linie die Außenwände infiltriert, dann nach innen fortschreitend die Seiten- und die Innenwände.

Von der Epidermis aus geht die Imprägnierung schließlich langsam auch auf die subepidermalen Zellen über. Von den Wänden selbst bleiben in den Anfangstadien der Imprägnierung bei Behandlung mit konz. Schwefelsäure nur ganz dünne Häutchen der Substanz erhalten, erst nach und nach wird dieselbe angereichert, während gleichzeitig die Zellen sich noch beträchtlich vergrößern.

Den letzten und wichtigsten Vorgang in der Entwicklung der Hydropoten bildet die chemische Veränderung der bis zu diesem Zeitpunkte völlig normalen Kutikula. Sie beginnt stets in den mittleren Teilen der Hydropoten, und zwar erst dann, wenn dort die Zellen namentlich in ihren Außenwänden bereits eine ziemlich beträchtliche Menge der Imprägnierungssubstanz aufgespeichert haben. Von diesem Zentrum aus greift nun die Veränderung der Kutikula auch auf die übrigen Hydropotenzellen über, wobei sie allenthalben der fortschreitenden Imprägnierung der inneren Teile der Außenwände unmittelbar nachfolgt.

Während der letzten Phasen dieser Entwicklung hat das Blatt in der Regel bereits den Wasserspiegel erreicht und seine Spreite auf demselben ausgebreitet. Vor diesem Stadium konnte ich bei manchen Blättern überhaupt nur ganz vereinzelte Hydropotenzellen entdecken, welche schon ihre volle Funktionsfähigkeit erreicht hatten. Die Ausgestaltung der Hydropoten-Anlagen zu vollwertigen Organen erfolgt hier eben im allgemeinen auf einer recht späten Entwicklungsstufe und findet ihren Abschluß immer erst an der vollentfalteten Spreite. —

Die Ontogenie der Hydropoten an den übrigen bisher besprochenen monokotylen Blättern nimmt, soweit meine Beobachtungen reichen, im wesentlichen einen ganz analogen Verlauf, der bei den meisten Arten wohl durch folgende Punkte bezeichnet wird: In frühem Stadium Anreicherung von Plasma in einigen Zellen der Epidermis und der subepidermalen Schicht; in der Epidermis der Hydropotenanlage intensivere und länger anhaltende Zellteilung als in der regulären Epidermis; nach Abschluß der Teilungen allmählich fortschreitende Imprägnierung der Zellwände sowie dieser folgend chemische Veränderung der Kutikula. In vielen Fällen, wie bei *Lophotocarpus* u. a., hat auch eine besondere Abrundung der Hydropoten stattzufinden, welche bei *Sagittaria* nicht in dem Maße vorhanden ist.

b. Kurze Hydropoten bei Dikotylen.

Im Gegensatz zu den Monokotylen sind mir bei den Dikotylen bisher nur bei vier Gattungen aus drei Familien kurze Hydropoten bekannt geworden, nämlich bei *Trapa natans,* bei *Myriophyllum spicatum* sowie ferner bei den Gattungen *Limnanthemum* und *Villarsia* aus der Familie der Gentianaceen. Während sich aber bei allen kurzen Hydropoten der Monokotylen gewisse gemeinsame Züge finden ließen, ist dies bei den Dikotylen nicht der Fall, so daß es hier nötig ist, die einzelnen Vertreter getrennt zu besprechen.

α. *Trapa natans*, Schwimmblatt.

Wiewohl sich bereits mehrere Forscher, namentlich deutsche und französische, mit der Anatomie des Blattes von *Trapa natans* beschäftigt haben, konnte ich doch nirgends in der Literatur nähere Angaben über die Zellgruppen finden, die ich nunmehr als vollwertige Hydropoten erkannt habe. Äußerlich ist eben auch hier der Unterschied zwischen regulären und Hydropoten-Zellen ein recht geringer, so daß die genannten Organe ohne Anwendung von Reagentien leicht übersehen werden können.

Wie bei allen Schwimmblättern, finden sich auch bei *Trapa* die Hydropoten nur an der Unterseite derselben und zwar liegen sie hier ausschließlich in den Areolen des Nervensystems. Hierdurch steht diese Pflanze in direktem Gegensatze zu den Alismataceen, bei denen wir ja die Hydropoten in erster Linie in Begleitung der Nerven fanden.

Zwischen den Nerven 2. Ordnung breiten sich am Blatte von *Trapa* sehr zahlreiche Nerven 3. Ordnung aus, die sich vielfältig verzweigen, häufig anastomosieren und mit ihren feinsten Verästelungen großenteils frei im Mesophyll enden. Die stärkeren Venen besitzen ähnlich den Nerven 2. Ordnung breite flachgewölbte Rippen von meist nur sehr geringer Höhe, welche leicht vertiefte Areolen von geringer Ausdehnung umschließen. In jeder dieser Areolen finden je nach ihrer Größe eine oder einige Hydropoten ihren Platz. Die Form dieser Organe selbst ist eine äußerst mannigfaltige, da sich dieselben stets einfach den Raumverhältnissen anschmiegen, wie sie durch das Nervensystem geschaffen werden. In der Regel weichen nämlich die Hydropoten selbst auch den feinsten Nerven und Nervenendigungen aus, welche kaum noch eine deutliche Rippenbildung aufzuweisen haben; dagegen werden die übrig bleibenden flachen Teile der Areolen in ihrer größten Ausdehnung von den Hydropoten eingenommen. Auf diese Weise entstehen Zellgruppen von rundlicher, länglicher, lappiger, nierenförmiger oder ganz unregelmäßiger Gestalt, und nicht gar selten ist sogar der Fall gegeben, daß dieselben in mehr oder weniger U-förmiger Krümmung um eine Nervenendigung herumgreifen. Die Flächenausdehnung dieser Gebilde ist natürlich auch von sehr wechselnder Größe und kann im Durchmesser ungefähr bis zu 0,5 mm betragen.

Jede Hydropote besteht aus einer sehr niedrigen epidermalen und einer ziemlich hohen subepidermalen Schicht. Eine eigene Vorwölbung der Hydropoten besteht nicht; im Gegenteil erscheinen sie manchmal ganz schwach muldenförmig vertieft.

Die Epidermiszellen der Hydropoten besitzen polygonale oder unregelmäßig-viereckige Gestalt, wobei sie meist nach irgend einer Richtung ein wenig verlängert sind. Ihre Seitenränder sind gerade oder gebogen oder ganz leicht unduliert. Die Form der regulären Epidermiszellen ist ganz ähnlich, doch sind die Seitenränder meist mehr gebogen oder ein wenig stärker gewellt.

Wichtiger als der Unterschied in der Gestalt ist jener in der Größe. Während nämlich die Hydropotenzellen einen mittleren Durchmesser von nur ca. 10—12 μ besitzen, haben die regulären Epidermiszellen einen solchen von 15—19 μ aufzuweisen. Die Höhe ist bei beiden Zellarten die gleiche und beträgt nur ca. 6 μ. Auch hier ist also das Volumen der Hydropotenzellen kleiner als das der regulären Zellen.

Eine weitere Abweichung der Hydropotenzellen gegenüber den regulären Zellen beruht in der Dicke und Form ihrer Zellwände. Die Seitenwände vor allem sind innerhalb der Hydropoten oft ums doppelte dicker als bei den übrigen Epidermiszellen. Bei Außen- und Innenwänden ist der Unterschied in derselben Richtung nicht so stark, doch immerhin ziemlich beträchtlich. Überdies besitzen die Wände der Hydropotenzellen manchmal mehr oder weniger starke knotige oder kurzleistenförmige Verdickungen, welche ins Innere des Zellumens vorspringen.

Die Imprägnierungssubstanz ist in allen Teilen der Wände in sehr reichlichem Maße vorhanden und verleiht denselben namentlich bei älteren Blättern eine gelblich-braune Farbe, wodurch die Hydropoten bei genauer Betrachtung schon makroskopisch sichtbar sind. Eine dünne Kutikula ist von den Hydropotenzellen bis ins Alter vorhanden, zeigt aber vollständig die bereits mehrmals erwähnte chemische Veränderung, wodurch sie für Wasser, Fuchsinlösung u. s. w. leicht permeabel ist.

Die Peripherie der Hydropoten wird von einer schmalen Zone von Zellen eingenommen, welche den Übergang zwischen Hydropotenzellen und regulären Zellen vermitteln. Infolgedessen fehlt eine scharfe Umgrenzung der Hydropoten.

Unter der gesamten Epidermis zieht sich eine kontinuierliche Schicht von Zellen hin, welche bedeutend größer sind als die Epidermiszellen und allenthalben lückenlos aneinanderschließen. Soweit diese Zellen unter den Hydropotenzellen der Epidermis liegen, sind sie ebenfalls als vollwertige Hydropotenzellen ausgebildet, wenn sie sich auch äußerlich von den regulären Zellen derselben Schicht nur ganz wenig unterscheiden. Die Form der Zellen in beiden Fällen ist in der Regel polygonal mit geraden, gebogenen oder ganz leicht undulierten Seitenrändern. Der Flächendurchmesser der Zellen beträgt überall ca. 30 μ, die Höhe ca. 16 μ.

Die einzigen, ohne Reagens sichtbaren Unterschiede bestehen in der Dicke und der Farbe der Zellenwände. Bei den Hydropoten nämlich sind auch in dieser Schicht die Außen- und Innenwände etwas dicker als bei den regulären Zellen und besitzen nicht selten kleine knotige Verdickungen, welche dort fehlen. Nur die Seitenwände der Hydropotenzellen sind namentlich in dem nach innen zu gelegenen Teile ebenso dünn als bei den regulären Zellen. Die Farbe der Wände der Hydropotenzellen ist wie in der Epidermis eine gelblich-braune, was natürlich wieder darin seinen Grund hat, daß dieselben ringsum in reichlichem Maße von der „Substanz" imprägniert sind. Im regulären Gewebe fehlt allenthalben jegliche Imprägnierung.

Was den Inhalt der Hydropotenzellen anbetrifft, so verdient einzig die Tatsache Erwähnung, daß in den subepidermalen Hydropotenzellen weniger Stärkekörner zu sehen waren als in den Nachbarzellen. Einen sonstigen Unterschied zwischen regulären und Hydropotenzellen konnte ich bezüglich des Zellinhaltes nicht beobachten.

Nach innen zu grenzen unmittelbar an die subepidermale Schicht in der Regel große Lufträume oder die untersten Zellen der Scheidewände, welche die Lufträume umschließen.

Auf den großen Rippen des Blattes treten namentlich in der Umgebung der dort sich befindenden Haare ab und zu einzelne Zellen oder kleine Gruppen von solchen auf, welche vollständig den Charakter von Hydropotenzellen angenommen haben. Die Gestalt dieser Zellen ist genau dieselbe wie die der regulären Epidermiszellen der Rippen, nämlich eine im allgemeinen rechteckige. Von eigentlichen regelmäßig auftretenden Hydropoten kann indes hier nicht die Rede sein. Die Zellwände der mehrzelligen Haare selbst sind von einer Substanz imprägniert, die sich gegenüber den wichtigsten Reagentien ebenso verhält wie die „Substanz“ der Hydropoten.

β. *Myriophyllum spicatum*, Achse.

Bringt man ein lebendes, nicht zu altes Stück der submersen Achsen von *Myriophyllum spicatum* in eine Fuchsinlösung, so werden nach kurzer Zeit dem freien Auge an den Internodien in großer Zahl rotgefärbte, nadelstichgroße Punkte sichtbar. Diese letzteren sind wiederum nichts anderes als kurze Hydropoten, die sich ohne besondere Anordnung über die ganze Achse hin verteilen.

Die einzelnen Hydropoten sind meist gut umgrenzt und von ovaler, seltener von rundlicher Gestalt. Sie können eine Länge von ungefähr 190 μ und eine Breite von ungefähr 120 μ erreichen, wobei der längere Durchmesser stets parallel zur Richtung der Achse liegt.

Eine besondere Eigentümlichkeit dieser Hydropoten besteht in der Art und Dauer ihrer Entwicklung, wodurch es zweckmäßig erscheint, dieselben gleich ontogenetisch zu betrachten.

Die Achse von *Myriophyllum* besitzt eine Epidermis von rechteckigen, ziemlich langgestreckten Zellen, welche im allgemeinen in Längsreihen verlaufen. Darunter liegt ein dichtes Rindenparemchym, das aus 4—5 Lagen weitlumiger ganz schwach kollenchymatisch verdickter Zellen aufgebaut ist, welche von der Fläche gesehen länglich-rechteckige bis länglich-polygonale Gestalt besitzen. Schon an sehr jungen Achsenteilen kann man in der Epidermis die Anfänge von Hydropoten bemerken, ebenso aber auch noch an weiter vorgeschrittenen Internodien, so daß man an günstigen Stellen ältere und jüngere Hydropoten nebeneinander findet.

An einem solchen Stücke, an welchem die regulären Epidermiszellen eben im Begriffe stehen, ihre Teilungen zu beenden, und auch schon eine nicht unbedeutende Größe erreicht haben, stellt sich die Entwicklung der Hydropoten in ihren Anfängen und in ihrem weiteren Verlaufe nach meinen Beobachtungen folgendermaßen dar.

Sie wird dadurch eingeleitet, daß zunächst in einer, dann in einigen benachbarten, besonders plasmareichen Epidermiszellen Teilungswände senkrecht zur Längsrichtung der Achse und dann damit abwechselnd auch solche in Radialebenen der letzteren (d. h. der Achse) eingeschaltet und so kleinere Zellen gebildet werden, die schon von Anfang an das Bestreben zeigen, sich zu einer ovalen oder rundlichen Gruppe zusammenzuschließen. Die junge Hydropote wächst nun nach allen Seiten hin in die Fläche, indem sich die Teilungsvorgänge auch auf neue angrenzende Epidermiszellen ausdehnen und so ständig an der Peripherie kleine Zellen an die Gruppen angegliedert werden. Gelegentlich tritt an median gelegenen besonders hohen Epidermiszellen der Hydropoten auch eine Teilung parallel zur Außenwand auf, ein Vorgang, den ich sonst bei keiner Hydropotenepidermis beobachtet habe.

Die Form der Zellen, die bei den Teilungen entstehen, ist, wie leicht ersichtlich, in der Regel eine rechteckige oder quadratische, doch nehmen sie nach und nach mehr isodiametrisch-polygonale, später großenteils sogar rundliche Gestalt an, wobei sie sich ein wenig nach jeder Richtung hin dehnen. Die Seitenränder sind ursprünglich gerade, werden aber später namentlich an der Umgrenzung und schließlich im mittleren Teile der Hydropoten mehr oder weniger gebogen; die Zellenwände verdicken sich langsam, aber nicht viel mehr als jene der regulären Zellen. Gleichzeitig mit den Gestaltsveränderungen der Zellen wölbt sich die ganze Hydropote leicht über die reguläre Epidermis vor und drängt manchmal sogar deren angrenzende Zellen infolge ihres stärkeren Flächenwachstums schwach beiseite.

Bald nachdem die Teilungen in der Epidermis ihren Anfang genommen, beginnen auch die großen subepidermalen Zellen im Bereich der Hydropoten analoge Teilungen, wie sie dort vor sich gehen, und durch entsprechend gerichtete Wände werden kleinere subepidermale Hydropotenzellen von meist rechteckiger Gestalt geschaffen, welche aber auch nach einiger Zeit häufig mehr isodiametrisch-polygonale Umrisse bekommen.

Eine Hydropote in einem ziemlich jungen Entwicklungsstadium ist in Fig. 9 *A* im Querschnitt dargestellt.

Wenn in einer Epidermiszelle der Hydropote die letzte Teilung beendigt ist, läßt sich in ihren Wänden alsbald eine leichte Imprägnierung finden, die rasch stärker wird und auf die nachfolgenden Teilungszellen übergeht. Bei einer ausgewachsenen Epidermiszelle der Hydropoten sind sämtliche Wände in ihrer ganzen Dicke imprägniert. Hand in Hand mit der Imprägnierung der Zellenwände geht die chemische Veränderung der Kutikula, welche bis dahin in völlig normalem Zustande an den betreffenden Zellen vorhanden war. Auf die Dauer bleibt aber dieselbe an den Zellen nicht erhalten, sondern geht, meist nach einiger Zeit, in den medianen Teilen, späterhin auch gegen die Peripherie der Hydropoten hin, völlig zu grunde. Die Ursache dieser Erscheinung liegt darin, daß hier die Epidermiszellen, wie schon angedeutet, die starke Neigung haben, sich an ihrem vorderen Ende, d. h. an den Außenwänden, abzurunden, wobei die Kutikula zerrissen wird. Die subepidermalen Zellen der Hydropoten zeigen in diesem Stadium meist nur eine geringfügige Imprägnierung.

Wenn in einer Hydropote schon der ganze mittlere Teil volle Funktionsfähigkeit erreicht hat, gehen doch am Rande derselben die Zell-Teilungen noch langsam weiter, indem von den angrenzenden regulären Zellen immer aufs neue kleine Teile abgetrennt und der Hydropote eingeführt werden. Nachdem aber auch dieser Vorgang seinen Abschluß gefunden, ist doch die Entwicklungsmöglichkeit der Hydropote noch nicht an ihrem Ende angekommen. Wenn nämlich eine Hydropote auf eine größere Strecke hin ihre Kutikula verloren hat, können die entblößten Epidermiszellen mit ihren mäßig dicken Außen- und dünnen Seitenwänden sehr häufig dem Einfluß des umgebenden Mediums nicht mehr lange widerstehen und kollabieren. Es ist nun nötig, daß für den Verlust der Epidermis Ersatz geschaffen werde, und so werden denn in den subepidermalen Hydropotenzellen in erster Linie sämtliche bestehenden Wände stärker imprägniert und teilweise wie vor allem die Außenwand, etwas verdickt. Überdies treten, was besonders wichtig ist, noch nachträglich neue Zellwände auf, welche den erforderlichen Abschluß der Hydropoten nach innen zu bewirken. An Querschnitten kann man beobachten, daß diese Wände an der Peripherie der Hydropoten direkt an den dort noch erhalten gebliebenen Epidermiszellen einsetzen und sich meist in einem mehr oder weniger kontinuierlichen Bogen durch das subepidermale Gewebe von einem Rande der Hydropote bis zum anderen erstrecken. So entsteht aus diesen Zellwänden eine im wesentlichen linsenförmige Fläche, die mit ihrer hohlen Seite nach

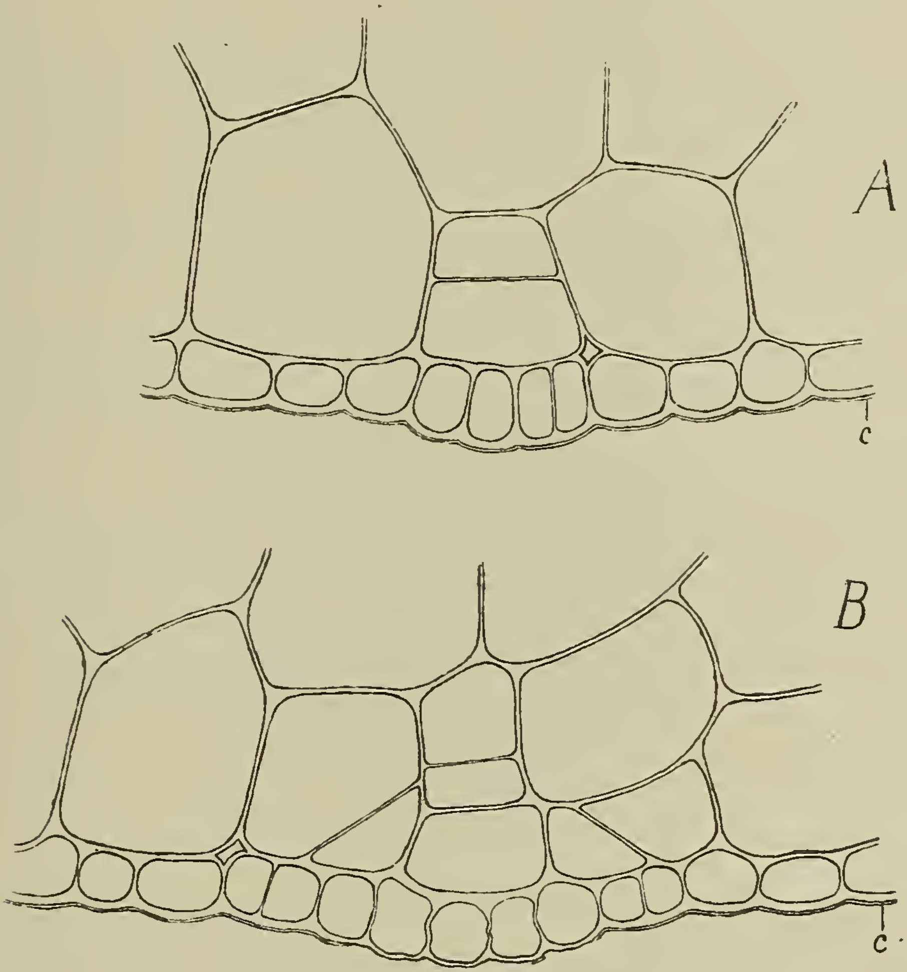


Fig. 9. *Myriophyllum spicatum*, Achse.

Querschnitte durch zwei verschiedenaltrige Hydropoten. An der älteren Hydropote in *B* ist die Kutikula *c* bereits größtenteils verschwunden und die Epidermiszellen beginnen zu kollabieren. Vergr. ca. 240.

auswärts gerichtet ist und die Hydropoten nach innen und nach den Seiten hin abschließt. Je nach Bedürfnis können 2—3 derartige Wände hintereinander in derselben Richtung bis in die zweitinnere der ursprünglichen Parenchymschichten angelegt und meist auch noch mit „Substanz“ imprägniert werden, so daß alte Hydropoten manchmal 3, selten sogar 4 niedrige Lagen von zum Teil erst nachträglich angelegten Zellen aufzuweisen haben. Quergestellte Abschlußwände können auch in den peripheren Epidermiszellen auftreten.

Fig. 9*B* zeigt an einer kleinen Hydropote nachträglich eingeschaltete Wände im subepidermalen Gewebe und in der Epidermis.

Die Dimensionen der hier in Betracht kommenden Zellen sind folgende:

Ort der Zellen		Länge	Breite	Höhe
1. Epidermis	a) Hydropoten	12 – 16	12 – 16	60—30
	b) reguläre Epidermis	45--80	16—22	16—22
2. Subepidermale Schicht	a) Hydropoten	22 – 30	20 – 25	sehr wechs. meistens nur 25—35
	b) reguläres Gewerbe	45 – 80	30 – 47	45—80

Sämtliche Hydropotenzellen enthalten auch im ausgewachsenen Zustande eine reiche Menge von plasmatischem Inhalt, und zwar im allgemeinen mehr als die regulären Zellen. Die Hydropotenzellen der Epidermis besitzen auch eine beträchtliche Anzahl von Chlorophyllkörnern.

γ. *Limnanthemum.*

Zu den schönsten und bestentwickelten Hydropoten, die ich bisher gefunden habe, gehören zweifellos jene der Gattung *Limnanthemum.* Sie besitzen rundliche Gestalt (vgl. Fig. 11, S. 335) und sind meist von verhältnismäßig beträchtlicher Größe, so daß sie bei Färbung mit Fuchsin ohne weiters in die Augen springen. Besonders schön und zahlreich finden sie sich an der Unterseite der Schwimmblätter (Fig. 10), doch treten sie auch an allen anderen submersen Teilen der hierher gehörigen Arten auf, so am Rhizom, am Blattstiel und der Blattscheide, sogar auch an den untergetauchten Kelchblättern. Ihre Verteilung an den einzelnen Pflanzenteilen ist eine ungemein gleichmäßige, da sie bezüglich ihres Ortes im Gegensatz zu den Alismataceen und zu *Trapa* so gut wie gänzlich unabhängig vom Nervensystem sind.

Die Arten, an denen ich die Hydropoten näher untersuchte, sind *Limnanthemum nymphaeoides* und *L. Humboldtianum.* Merkwürdierweise unterscheiden sich diese Arten, die sich im übrigen besonders auch in der Blattform recht ähnlich sind, dadurch voneinander, daß bei ersterer die Hydropoten als schwache

Vorwölbungen, bei letzterer dagegen als tellerförmige Vertiefungen in der regulären Epidermisfläche erscheinen.

Den vertieften Hydropotentypus, wie er bei *L. Humboldtianum* vorkommt, hat bereits E. Perrot in einer Abhandlung über die Anatomie der Menyantheen in Bull. Soc. Bot. France, 1897, Tome 44, und in Ann. Sc. Natur. 8. Serie, Tome VII, 1898 (Anatomie comparée des Gentianacées) morphologisch beschrieben, wobei er auch zugleich Vermutungen über deren physiologische Bedeutung aussprach. Es soll hierauf bei Besprechung der Physiologie der Hydropoten im Kapitel V dieser Arbeit noch zurückgekommen werden, während wir an erster Stelle die Hydropoten der auch bei uns heimischen Art *Limnanthemum nymphaeoides* eingehender betrachten wollen.

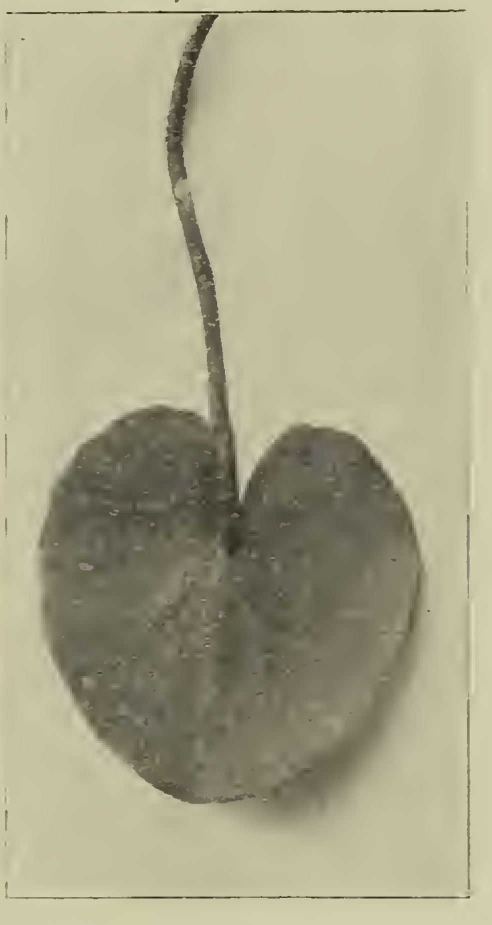


Fig. 10. *Limnanthemum nymphaeoides*, Schwimmblatt, Unterseite. Hydropoten in Fuchsinlösung gefärbt. Schwach verkleinert.

Das Schwimmblatt von *Limnanthemum nymphaeoides* (Fig 10) besitzt bekanntlich rundliche Gestalt mit tief herzförmigem Grunde. Von den Nerven desselben hat nur der Hauptnerv eine stärkere Rippenbildung aufzuweisen, dagegen fehlt eine solche an allen übrigen Nerven mehr oder minder gänzlich und so ist es verständlich, daß sich an diesem Blatte die Hydropoten, wie bereits oben angedeutet, sehr gleichmäßig über die ganze Fläche hin verteilen können. Nur an der Mittelrippe und zu deren Seiten liegen die Hydropoten weniger dicht beisammen, sind aber dort im einzelnen ein wenig größer als in den übrigen Teilen; gegen die Ränder zu werden sie im allgemeinen etwas kleiner und dichter.

Auch innerhalb kleiner Flächen in den mittleren Teilen der Blätter zwischen Mittelrippe und Rand ist indes die Größe der

Hydropoten eine äußerst wechselnde, da zwischen größeren immer zahlreiche kleinere liegen. Besonders häufig sind Hydropoten mit einem Durchmesser von 200 μ, doch sind auch solche, bei denen derselbe ungefähr 300 μ beträgt, nicht sehr selten.

Die Reichlichkeit der Hydropoten ist eine sehr große. Auf kreisrunden Flächenstücken von 1,7 mm Durchmesser zählte ich in den mittleren Teilen eines Blattes von normaler Größe in der Regel ca. 12 Hydropoten.

Die einzelne Hydropotenzelle der Epidermis (Fig. 11) besitzt polygonale, seltener rechteckige Gestalt mit meist geraden Seitenrändern; die regulären Epidermiszellen haben im allgemeinen polygonalen bis rechteckigen Umriß mit mehr oder weniger stark undulierten Seitenrändern. Die Flächenausdehnung ist bei den Hydropotenzellen eine recht geringe und zwar in der Regel eine ganz bedeutend geringere als bei den regulären Zellen. So fand ich für die letzteren einen mittleren Durchmesser von 44 μ, während die Hydropotenzellen nur einen solchen von 20 μ aufzuweisen hatten. Die Höhe der Hydropotenzellen beträgt im Durchschnitt 13 μ, die der regulären Zellen dagegen 18 μ.

Die Wände sind bei den regulären Epidermiszellen recht dünn, bei den Hydropotenzellen dagegen nach jeder Richtung nicht unbedeutend dicker. Die Außenwände tragen sehr häufig an der Innenfläche rundliche knotige Verdickungen von meist geringer Größe, oft in sehr beträchtlicher Zahl (bis zu 20 und mehr) in einer Zelle. Bei keiner anderen Hydropotenart habe ich diese Erscheinung in so hohem Maße angetroffen. Alle Wände der Hydropotenzellen der Epidermis sind in ihrer ganzen Dicke samt den warzigen Anlagerungen, welche ihrerseits auch eine Zellulosegrundlage besitzen, sehr gut mit der Imprägnierungssubstanz versehen, was diesen Zellen schon am frischen Blatte eine mehr bräunlichgrüne Farbe verleiht. In der regulären Epidermis kann Imprägnierung vollständig fehlen, doch ist sie nicht selten in einzelnen Teilen derselben in mehr oder weniger starkem Maße zu finden. Eine besondere Gesetzmäßigkeit konnte ich hierbei nicht entdecken, auf jeden Fall aber läßt sich konstatieren, daß hier auch die regulären Epidermiszellen eine starke Neigung zeigen, ihre Wände zu imprägnieren. Die Kutikula der Hydropotenzellen ist vollständig chemisch verändert und geht bei älteren Hydropoten häufig in deren mittleren vorgewölbten Teilen gänzlich zugrunde. An den regulären Epidermiszellen, auch wenn diese imprägniert sind, ist die Kutikula gänzlich normal.

An dünnen Querschnitten kann man auch hier bei starker Vergrößerung in der Außenwand der Hydropoten-Epidermiszelle unter der Kutikula 2 Lamellen unterscheiden, eine äußere ziemlich dicke und eine innere dünne, von denen die letztere ein dichteres Gefüge besitzt als die erstere und auch die knotigen Verdickungen trägt. Alle Schichten bestehen aus Zellulosegrundlage mit „Substanz“, doch scheint letztere in der Innenlamelle in besonders reichem Maße vorhanden zu sein.

Der Inhalt der Hydropotenzellen besteht wie gewöhnlich aus einer sehr großen Menge von Plasma, in der zahlreiche kleine

Chlorophyllkörner eingebettet liegen, mehr als in den angrenzenden Zellen. Eisenbläuender Gerbstoff ist bei ziemlich zahlreichen Hydropotenzellen in ganz geringer Menge vorhanden; andere besondere Inhaltsstoffe konnte ich nicht nachweisen.

Innerhalb der rundlichen Hydropoten zeigen die Zellen in ausgewachsenem Zustande meist keine regelmäßige Anordnung und nur selten ist eine solche in konzentrischen Schichten um eine mittlere Partie herum zu erkennen. In den randlichen Teilen der Hydropoten nähern sich die Zellen derselben in Form, Größe und Dicke der Wände vielfach den regulären Zellen; überhaupt ist eine ganz scharfe Umgrenzung der Hydropoten in der Epidermis nicht gegeben.

Unter der gesamten Epidermis zieht sich eine kontinuierliche Schicht subepidermaler Zellen hin, welche etwas größer sind als die Epidermiszellen und allenthalben lückenlos aneinander schließen. Im regulären Gewebe besitzen diese Zellen länglich-rechteckige bis polygonale Gestalt mit gebogenen oder geraden Seitenrändern, in den Hydropoten sind sie einfach polygonal und ihre Seitenränder gerade. Die Flächenausdehnung der regulären Zellen hat einen mittleren Durchmesser von 35—44 μ, die der Hydropotenzellen ist geringer und mißt im Durchschnitt nur 21—30 μ.

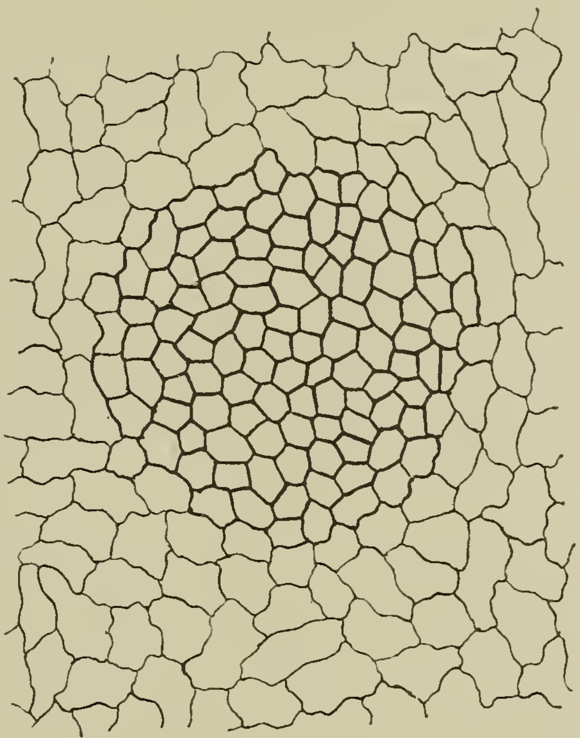


Fig. 11. *Limnanthemum nymphaeoides.*
Hydropote am Schwimmblatt; Flächenansicht. Vergr. 130.

Die Höhe der regulären Zellen beträgt in der Regel 26 μ, die der Hydropotenzellen dagegen meist nur 20 μ. Die Zellwände sind bei beiden Zelltypen dünn, zeigen aber in den Hydropoten für gewöhnlich eine leichte Imprägnierung, welche den regulären Zellen gänzlich fehlt. Der plasmatische Inhalt der Hydropotenzellen ist auch in dieser Schicht sehr reich an Chlorophyll.

An älteren Hydropoten kommt es nicht gar selten vor, daß einzelne Epidermiszellen im mittleren Teile völlig zugrunde gehen und verschwinden. Es werden dann sämtliche an diese Lücke angrenzenden Wände sowohl die der seitlich angrenzenden noch erhaltenen Epidermiszellen wie auch besonders die

Außenwände der subpidermalen Zellen bedeutend verdickt und stärker imprägniert. An den letztgenannten Wänden treten dann an der Innenfläche vielfach auch die nämlichen knotigen und körnigen Verdickungen auf, die sich sonst nur in der Epidermis finden.

Ebensolche Hydropoten wie an den Blättern finden sich in großer Zahl gleichmäßig verteilt auch an den Blattstielen und Rhizomen. An den letzteren werden sie oft ums Doppelte größer als an den Blättern.

Eine unter dem Namen *Limnanthemum crenatum* F. Müll im botanischen Garten zu München-Nymphenburg sich befindende Art zeigte an der Unterseite der Schwimmblätter nach außen leicht vorgewölbte Hydropoten, welche zum Teil den stattlichen Durchmesser von über 400 μ besaßen, im übrigen aber ganz denen von *L. nymphaeoides* glichen. Die reguläre Epidermis derselben Blattfläche hatte an älteren Blättern fast in ihrer ganzen Ausdehnung starke Imprägnierung der Zellwände aufzuweisen, was auch schon äußerlich durch eine gelblich-braune Färbung der Zellen erkennbar war.

Wie schon erwähnt, sind die Hydropoten von *Limnanthemum nymphaeoides* stets in mäßiger Weise über die Epidermisfläche vorgewölbt. Indes ist es bei älteren größeren Hydropoten, namentlich wenn das betreffende Blatt aus dem Wasser genommen wird, gar nicht selten, daß dieselben in den mittleren Teilen nachträglich einsinken, während der Rand als niedrige ringförmige Erhöhung stehen bleibt. Auf diese Weise entstehen flach-kraterförmige Gebilde, und es scheint, als habe sich E. Perrot durch diese verleiten lassen, flachmuldenförmig vertiefte Zellgruppen in der Epidermis für alle Limnanthemumarten anzugeben.

Bei *Limnanthemum Humboldtianum* aber sind in Wirklichkeit auch die jungen lebenskräftigen Hydropoten in ihrer ganzen Ausdehnung schwachmuldenförmig vertieft. An dem Blatte dieser Art ist unterseits das ganze unter der Epidermis liegende Gewebe weit lockerer als bei *L. nymphaeoides;* eine zusammenhängende subepidermale Schicht ist nur in den Hydropoten vorhanden, nicht aber unter der regulären Epidermis, welche stellenweise direkt an die großen Lufträume des Schwammgewebes grenzt. Dieser Umstand mag wohl das entgegengesetzte Verhalten der Hydropoten bedingen.

Im übrigen sind die Verhältnisse in allen Punkten, die uns hier interessieren, ungefähr ebenso wie bei *L. nymphaeoides.* Erwähnt möge nur werden, daß an den untersuchten Blättern die Epidermiszellen in den runden Hydropoten häufiger als bei der anderen Art eine deutliche konzentrische Anordnung um eine mittlere Partie herum zeigten, und daß ich in den regulären Epidermiszellen nirgends eine Imprägnierung der Wände sah.

Die für die Hydropoten von *L. Humboldtianum* in Betracht kommenden Maße sollen der Vollständigkeit halber in folgender Tabelle angegeben werden:

Ort der Zellen		Flächendurchmesser	Höhe
1. Epidermis	a) Hydropoten	12—15	9
	b) reguläreEpidermis	24—45	12—15
2. Subepidermale Schicht	a) Hydropoten	30	15
	b) reguläres Gewebe	45	18

Der Durchmesser einer ganzen Hydropote betrug an dem untersuchten Blatte normaler Größe meist ca. 180 μ. Auf runden Flächenstücken von 1,7 mm Durchmesser zählte ich 5—8 Hydropoten.

E. Perrot bezeichnet in den oben angeführten Arbeiten die Hydropoten der Limnanthemumarten als „plages tannifères“, d. h. als flache, gerbstoffhaltige Vertiefungen oder auch als „plages discoïdes brunâtres“. Besonders bemerkt er die abweichende Gestalt und Größe der Zellen, die leichte Verdickung der Zellwände, sowie den großen Chlorophyllgehalt in den fraglichen Zellen der Epidermis und der subepidermalen Schicht.

Ganz ähnliche Zellgruppen wie bei *Limnanthemum* fand Perrot auch an den Schwimmblättern von *Villarsia parnassifolia*, welche ebenfalls zu den Menyantheen gehört. Er beschreibt sie als „Depressions“ in der Epidermis, welche von kleinen, „gerbstoffhaltigen“ Zellen gebildet werden. Mir stand diese Pflanze zum Zwecke der Untersuchung leider nicht zur Verfügung, doch ist es zweifellos, daß wir auch hier vollwertige Hydropoten vor uns haben

Entwicklungsgeschichte der Hydropoten am Schwimmblatt von *Limnanthemum nymphaeoides.*

Die Entwicklung der Hydropoten am Schwimmblatt von *Limnanthemum nymphaeoides* erfolgt in allen Hauptpunkten ähnlich wie bei *Sagittaria sagittifolia*, zeigt aber doch einige Besonderheiten.

Auch an Blättern, die schon fast die halbe Größe der ausgewachsenen besitzen und sich bereits stark nach der Wasseroberfläche strecken, kann man an ihren noch eingerollten Teilen die ersten Anfangsstadien der Hydropoten finden. In einer gleichmäßig sich teilenden Epidermis sieht man nach und nach stellenweise kleine rundliche Gruppen von Zellen hervortreten, die sich einzig und allein durch reicheren Plasmagehalt von den übrigen unterscheiden. Die Zellen, die in der Peripherie dieser Gruppen liegen, beginnen nun, sich nicht mehr regellos, sondern vom Mittelpunkt derselben aus gerechnet, konzentrisch weiter zu teilen, so daß die Hydropotenanlage nach allen Seiten hin gleichmäßig weiterwächst. Bald hat nun die reguläre Epidermis in der Umgebung ihre Teilungen beendet, in der Hydropotenanlage aber gehen dieselben ebenso wie bei *Sagittaria* noch ziemlich lange weiter. Im Bereich der Hydropoten selbst werden in der Regel zuerst die mittleren Teile fertig gestellt; etwas später stellen die randlichen Partieen die Teilung ein und zwar erst, wenn der betreffende Blatteil schon nahezu seine endgültige Gestalt erreicht hat. Meist noch vor diesem Zeitpunkte beginnt die ganze Hydropote sich langsam schwach nach außen vorzuwölben, während gleichzeitig alle ihre Zellen sich noch beträchtlich nach jeder Richtung hin dehnen. Hierbei zeigen sie das Bestreben, möglichst isodiametrische Flächenformen anzunehmen, was besonders bei den mehr peripher gelegenen Zellen zutage tritt, die durch die Art der Teilungsvorgänge ursprünglich oft sehr stark in tangentialer Richtung gestreckt erscheinen. Die konzentrische Anordnung der Zellen, die in jungem Zustande vielfach recht deutlich vorhanden ist, wird hierbei durch gleitendes Flächenwachstum immer mehr verwischt. Die randlich gelegenen Zellen nehmen in der Regel Formen an, welche äußerlich einen gewissen Übergang zu den regulären Zellen bilden.

Einfacher als die Entwicklung der Epidermis ist jene der subepidermalen Schicht. Schon sehr frühzeitig tritt unter der gesamten Epidermis des Blattes eine gleichmäßige Lage von Zellen auf, welche während der ganzen weiteren Entwicklung eng aneinander gefügt bleiben. Soweit dieselben unter jungen Hydropotenepidermiszellen liegen, werden sie ebenso wie letztere mit einer besonders reichlichen Menge von Plasma ausgestattet, teilen sich im weiteren Verlauf etwas häufiger als die regulären Zellen der Nachbarschaft und beenden ihre äußere Ausgestaltung ungefähr gleichzeitig mit den Hydropotenzellen der Epidermis. Die Vermutung Perrot's, daß die subepidermalen Zellen der gegenständigen Organe durch nachträgliche Teilungen aus den Epidermiszellen entständen, beruht auf Täuschung.

Die Vorwölbung der Hydropoten wird häufig dadurch unterstützt, daß in der zweitinneren Zellenlage des Mesophylls noch besondere Teilungen parallel zur Epidermis erfolgen

Die chemischen Vorgänge in Zellwand und Kutikula nehmen ebenso wie bei *Sagittaria* erst in einem ziemlich späten Stadium ihren Anfang. Wenn die Zellen einer Hydropote wenigstens in der mittleren Partie derselben ihre Teilungen eingestellt haben und meist ungefähr den dritten Teil oder die Hälfte ihres künftigen Durchmessers besitzen, wird plötzlich die Imprägnierungssubstanz in den Wänden einiger zentral gelegener Zellen der Hydropoten nachweisbar. Hier sammelt sie sich gleich in recht beträchtlicher Menge an, und von diesem Mittelpunkte aus schreitet dann die Imprägnierung rasch nach allen Richtungen der Hydropoten weiter. Zuerst werden wie bei *Sagittaria* die Außenwände, dann die Seiten- und Innenwände der Epidermis, daraufhin auch die subepidermalen Zellen imprägniert, sämtliche erst schwach, bald aber in stärkerem Maße. Sowie in den Außenwänden der Epidermiszellen bereits eine ziemlich reichliche Menge von „Substanz“ eingelagert ist, beginnt auch die Bildung der oben erwähnten körnigen Verdickungen an denselben.

Deutliche größere Gerüste von Hydropoten bleiben bei Behandlung mit konz. Schwefelsäure erst, wenn sich der betreffende Tel der Sprei te schon entrollt hat und einige Zeit mit dem Wasser in idirekter Berührung stand.

Sobald in den mittleren Zellen einer Hydropote die Imprägnierungssubstanz ausgeschieden ist, beginnt auch die bis dahin völlig normale Kutikula derselben sich chemisch zu verändern und Farblösung durchzulassen. Mit dem Vordringen der Imprägnierung in die übrigen Zellen hält in der Folge die Metamorphose der Kutikula gleichen Schritt, bis sie sich über sämtliche Zellen der Hydropote ausgebreitet hat. An günstigen Stellen am Rücken der Spreite kann dies schon erreicht sein, kurz ehe dieselbe sich auf dem Wasserspiegel ausbreitet, im allgemeinen findet aber die Entwicklung erst dann ihren völligen Abschluß, wenn das Blatt bereits auf dem Wasser schwimmt.

4. Potamogeton natans.

Schwimmblatt.

Bei den bisher besprochenen Schwimmblättern war das numerische Verhältnis zwischen regulären und Hydropoten-Zellen an der Unterseite der Spreite ein sehr verschiedenes. Bei *Alisma Plantago* z. B. fanden wir relativ nur sehr wenige Hydropotenzellen, bei *Trapa natans* und anderen dagegen deren eine große Menge. Am Blatte von *Potamogeton natans* ist nun endlich der Fall gegeben, daß nicht ein Teil, sondern die Gesamtheit der unterseitigen Epidermiszellen der Spreite in typische Hydropotenzellen umgewandelt werden und so zusammen gewissermaßen eine einzige Hydropote von der Größe der ganzen Blattfläche bilden.

Die unterseitige Epidermis eines ausgewachsenen Schwimmblattes von *Potamogeton natans* besteht in den Areolen gleichmäßig aus kleinen meist sechseckigen Zellen, welche stellenweise in der Längsrichtung des Blattes etwas verkürzt, sonst aber isodiametrisch sind, gerade Seitenränder besitzen und in der Regel in Längsreihen verlaufen. Der mittlere Durchmesser der Zellen beträgt 16 μ, die Höhe einschließlich der Außenwand 16—19 μ. An den nur mäßig vorspringenden Nerven sind die Zellen naturgemäß in der Richtung derselben gestreckt, sonst aber ebenso wie in den übrigen Teilen des Blattes ausgestattet.

Nach innen zu grenzen an die Epidermis unmittelbar große Lufträume, welche von einschichtigen Scheidenwänden umgeben werden. Eine durchgehende subepidermale Schicht ist also nicht vorhanden.

Was den Epidermiszellen ihren Hydropotencharakter verleiht, das ist in allererster Linie natürlich die Beschaffenheit ihrer Wände (Fig. 12, S. 340).

Die Außenwand besitzt an ausgewachsenen unverletzten Zellen die beträchtliche Dicke von ungefähr 3,7—5 μ. Die Kutikula zeigt genau dieselbe chemische Veränderung, die wir bei allen echten Hydropoten fanden, und geht an älteren Blättern oft auf sehr große Strecken hin gänzlich verloren. In dem übrigen Teile der Außenwand lassen sich schon ohne Anwendung von Reagentien mit großer Deutlichkeit die zwei Lamellen *m* und *i* (cf. Fig. 12) erkennen, welche wir in ähnlicher Ausbildung bereits bei verschiedenen anderen Hydropoten angetroffen haben. Sie sind wie auch in den übrigen Fällen im Querschnitt nicht durch eine scharfe Linie voneinander geschieden, sondern gehen an der Grenze ineinander über. Die äußere Lamelle *m* kann bis gegen 3 μ dick werden und nimmt somit den größten Teil der Wand ein. Sie besitzt blaßgelbe Farbe und besteht aus Zellulose mit leichter Imprägnierung. Die bedeutend dünnere Lamelle *i* ist von bräunlich gelber Färbung und stellt ein sehr dichtes Gefüge von Zellulose und sehr viel Imprägnierungssubstanz dar. In ihr zeigen sich ab und zu auch kleine höckerige Erhöhungen. Die Lamelle *m* wird an älteren Blättern nach Schwinden der Kutikula häufig stellenweise korrodiert und geht gelegentlich bis an die Lamelle *i* hieran zu grunde, diese selbst aber hält allen äußeren Einflüssen gegenüber unverändert stand.

In einigen Zellen konnte ich nach innen zu mit großer Deutlichkeit noch eine dritte Lamelle (*p*) von meist mäßiger Dicke unterscheiden. Sie bestand aus Zellulose und zeigte nur ganz wenig Imprägnierung.

Die Seitenwände besitzen im Gegensatz zur Außenwand nur sehr geringe Dicke. An manchen Stellen ließ sich die oben angeführte Lamelle *m* als äußerst dünnes Häutchen auf eine kurze Strecke hin in die Seitenwände hinein verfolgen, im übrigen aber scheinen diese nur aus den nach innen sich fortsetzenden Lamellen *i* zu bestehen.

Sie sind reichlich imprägniert, am stärksten da, wo sie auf die Außenwand stoßen, nach einwärts dagegen bedeutend schwächer.

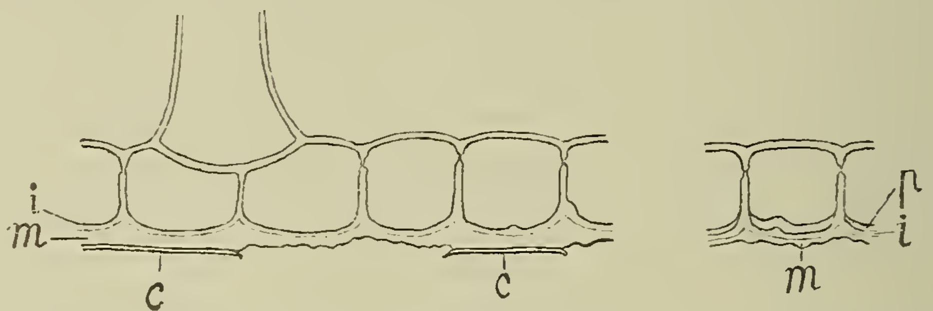


Fig. 12. *Potamogeton natans.* Querschnitt durch die unterseitige Epidermis des Schwimmblattes. *c* Kutikula, *m* äußere, *i* innere Lamelle der Außenwand; *p* gelegentlich auftretende innerste Lamelle. Vergr. 500.

In dem der Innenwand genäherten Teile besitzen sie eine große Menge von Tüpfeln.

Die Innenwände sind ungefähr von derselben Dicke wie die Seitenwände und besitzen mäßige Imprägnierung. An jungen Spreiten aber, welche eben die Wasserfläche erreicht haben, ist letztere in der Regel noch nicht vorhanden.

Der Inhalt der Epidermiszellen besteht aus einer reichen Menge Plasma mit zahlreichen Chlorophyllkörnern, in denen sich aber keine Stärkekörner nachweisen ließen.

Bei älteren Blättern sind sehr häufig auch die subepidermalen, ziemlich hohen Zellen der Scheidenwände, welche der Epidermis aufsitzen, in ihrem unteren Teile imprägniert.

Der Blattstiel von *Potamogeton natans* besitzt in seinem obersten, der Spreite anliegenden Teile ein ca. 1—2 cm langes Gelenk, dessen Epidermis völlig frei von Hydropotenzellen ist; unterhalb dieser kurzen Strecke dagegen zeigen sämtliche Epidermiszellen des Stieles ringsum wieder ausgesprochenen Hydropotencharakter. Bringt man also ein lebendes frisches Blatt der Pflanze in Fuchsinlösung, so erscheinen in ganz kurzer Zeit alle Zellen der Blattunterseite und des Stieles mit Ausnahme der erwähnten Stelle in roter Färbung.

5. Submerse Blätter, welche in ihrem ganzen Umfange von Hydropotenzellen bedeckt sind.

Bei *Potamogeton natans* tritt deutlich das Bestreben zutage, möglichst alle Zellen, welche mit dem Wasser in ständiger direkter Berührung stehen, in Hydropotenzellen zu verwandeln. Wird dieses Prinzip auf ein völlig submerses Blatt angewendet, so kann an diesem in seinem ganzen Umfange keine einzige reguläre Zelle erhalten bleiben; es muß sich dasselbe vielmehr in der ganzen Oberfläche zu einer einzigen großen Hydropote umbilden.

Ich habe nun tatsächlich auch mehrere Arten von Wasserpflanzen gefunden, deren submerse Blätter diese Erscheinung in meist recht vollkommenener Weise besitzen; es sind dies *Alisma graminifolium f. angustissimum* ferner *Ranunculus fluitans, R. divaricatus* und *R. aquatilis, Ceratophyllum demersum* und *Myriophyllum spicatum*.

Der Hydropotenapparat dieser Arten beschränkt sich ebenso wie bei *Potamogeton* fast ausschließlich auf die Epidermis, und nur gelegentlich werden auch subepidermale Zellen durch Imprägnierung der Wände ganz oder teilweise in denselben einbezogen. Die Epidermiszellen selbst sind von geringer Größe, besitzen im wesentlichen polygonale Gestalt mit geraden, seltener einfach gebogenen Seitenrändern und streichen in der Regel in deutlichen Längsreihen.

Die Entwicklung des Hydropotenapparates am jungen Blatte beginnt bei den Ranunculusarten, bei *Ceratophyllum* und *Myriophyllum* stets da, wo dasselbe zuerst sein Wachstum beendet, an der Spitze. Wenn dort die Zellen ihre Teilungen eingestellt haben, macht sich in ihren Wänden eine erst geringe, dann immer stärker werdende Imprägnierung bemerkbar und gleichzeitig mit ihr nimmt die chemische Veränderung der Kutikula ihren Anfang. Von der Spitze aus schreitet dieser Prozeß an allen Seiten des Blattes langsam nach abwärts, wobei sich aber seine Intensität häufig ganz allmählich vermindert, so daß dann auch bei ausgewachsenen Blättern die Epidermiszellen nahe der Basis oft nur in ganz geringem Maße die Eigenschaften von Hydropotenzellen aufweisen. Dies ist besonders deutlich bei den langen Blättern von *Ranunculus fluitans*. Bei *R. divaricatus* und *Ceratophyllum* ist übrigens, wie weiter unten noch näher dargelegt werden soll, eine scharf umschriebene Partie im unteren Teile des Blattes überhaupt vollständig frei von Hydropotenzellen.

a. *Alisma graminifolium f. angustissimum.*

Die submersen Bandblätter, welche für die angeführte Form charakteristisch sind, besitzen schmal-linealische Gestalt. Die polygonalen Zellen der oberseitigen und unterseitigen Epidermis sind im mittleren Teile des Blattes meist isodiametrisch, im oberen dadegen sehr häufig kürzer als breit, gegen die Basis zu, an den Nerven 1. Ordnung und am Rande dagegen naturgemäß in der Richtung des Blattes gestreckt. Die Seitenränder sind meist gerade. In der oberen Hälfte des Blattes beträgt der Durchmesser einer Zelle unterseits nur 26—29 μ, oberseits 29—32 μ; die Höhe mißt beiderseits ungefähr 23 – 39 μ. Das Volumen der Zelle ist demnach ein recht geringes, was besonders auffallend ist, wenn damit das ganz bedeutend größere Volumen der regulären Epidermiszellen am submersen Bandblatte von *Sagittaria sagittifolia* oder von anderen Alismataceen verglichen wird. Eine kontinuierliche subepidermale Schicht ist nicht vorhanden.

Die Epidermiszellen ausgewachsener Blätter mit Ausnahme jener im untersten Teile derselben besitzen eine deutlich chemisch veränderte Kutikula, welche aber, soweit ich es beobachten konnte, auch im Alter noch erhalten bleibt und höchstens am Blattrande und an den größeren Nerven streckenweise schwindet. In dem darunter liegenden mäßig dicken Teile der Außenwand lassen sich in der gewohnten Weise die zwei Lamellen *m* und *i* unterscheiden, von welchen letztere dünner aber dichter ist als erstere. Imprägnierungssubstanz ist reichlich vorhanden und zwar auch hier anscheinend in der Lamelle *i* in größerer Menge als in der Lamelle *m*. Die Seitenwände sind nur leicht verdickt und namentlich in der der Außenwand anliegenden Hälfte gut imprägniert. Wo drei Zellen aneinanderstoßen, befindet sich an der Außenwand ein ziemlich starker Zwickel, welcher besonders viel „Substanz" enthält, und sich auch in die Kante der Seitenwände hinein verlängert. Die Innenwände sind nur ziemlich dünn und nicht überall imprägniert. Nicht gar selten findet sich indes auch in subepidermalen Zellen stellenweise leichte Imprägnierung.

Aber nicht an allen Teilen des Blattes verhalten sich die Epidermiszellen genau so, wie hier geschildert. Ganz unten gegen die Scheide zu wird die Imprägnierung der Zellen langsam schwächer, die Kutikula wird nur mehr teilweise oder schließlich gar nicht mehr chemisch verändert, und im Scheidenteile selbst ist, wie schon oben angedeutet, von einem Hydropotencharakter der Zellen größtenteils überhaupt nichts mehr zu erkennen. Im Gegensatz hierzu sind die Zellen am Rande und an den Nerven 1. Ordnung der Blattunterseite in ganz besonders hohem Grade imprägniert.

In Ermangelung geeigneten lebenden Materials konnte ich zwar leider die Entwicklung und Funktionstüchtigkeit der Hydropotenzellen bei den in Rede stehenden Bandblättern nicht eingehender untersuchen, allein verschiedene Anzeichen am ausgewachsenen und getöteten Blatte (Alkoholmaterial!) berechtigen zu der Annahme, daß die Hydropotenzellen am Rande und den genannten Nerven den übrigen in der Entwicklung ein wenig vorauseilen und eine noch größere Funktionsfähigkeit erlangen als die Zellen der Areolen. Darnach scheint das Blatt auch phylogenetisch erst Randhydropoten sowie lange Hydropoten an den unterseitigen großen Nerven besessen zu haben, ehe auch die Zellen der Areolen die Fähigkeit erwarben, Hydropoteneigenschaften anzunehmen.

b. Die Wasserranunkeln.

Die Arten *Ranunculus fluitans*, *R. divaricatus* und *R. aquatilis* besitzen bekanntlith stark zerschlitzte Wasserblätter mit annähernd steilrunden Abschnitten. Am eingehendsten untersuchte ich den Hydropotenapparat am Blatte von *R. fluitans*, das wegen seiner Größe hierzu am geeignetsten erschien.

Die Epidermiszellen dieses Blattes sind in ausgedehnten Längsreihen angeordnet und haben meist sechseckige, selten auch rechteckige oder quadratische Gestalt mit geraden oder leicht gebogenen Seitenrändern und schwach abgerundeten Ecken. Ihre Breite beträgt mit großer Regelmäßigkeit 25—28 μ, die Länge ist ziemlich stark wechselnd, im allgemeinen aber nie größer, sondern meist kleiner als die Breite. Die Höhe mißt durchschnittlich 25 μ.

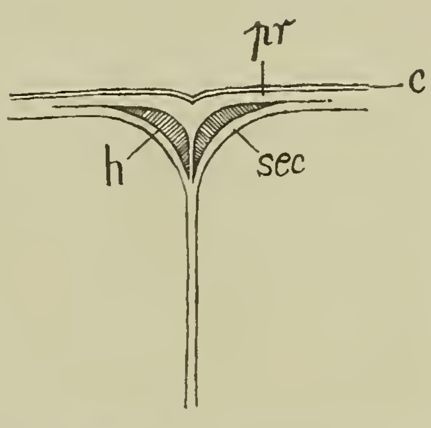


Fig. 13. *Ranunculus fluitans.* Querdurchschnitt durch Außen- und Seitenwand in der Epidermis des Blattes. *pr* Primär-, *sec* Sekundärlamelle, *c* Kutikula, *h* Hohlraum. Vergr. 600.

Nach innen grenzen an die Epidermiszellen weitlumige, langgestreckte Parenchymzellen, welche in der ganzen subepidermalen Schicht lückenlos aneinander stoßen.

Von ganz besonderem Interesse ist hier wiederum Bau und Ausgestaltung der Zellwände in der Epidermis. Die Außenwand besitzt die ziemlich geringe Dicke von ungefähr 3 μ und ist in all ihren Teilen ebenso wie die anderen Wände von blaßgelblicher Färbung. Die Kutikula ist am ausgewachsenen Blatte vollständig metamorphosiert und nur im untersten Teile des Stieles nimmt, wie schon früher erwähnt, der Grad der chemischen Veränderung sehr häufig langsam ab. An den feinsten Zipfeln älterer Blätter ist sie oft stellenweise nicht mehr zu finden.

Der übrige Teil der Außenwand (cf. Fig. 13) setzt sich aus zwei ungefähr gleich dicken Lamellen zusammen, welche hier aber nicht in allen Stücken der Lamellen *m* und *i* anderer Arten entsprechen und deshalb im Gegensatz hierzu als Primär- und Sekundärlamelle bezeichnet werden sollen. Die Primärlamelle *(pr)* zieht sich gleichmäßig unter der Kutikula hin und setzt sich als ganz dünnes Häutchen in die Seitenwand hinein fort, wo sie die Mittellamelle bildet. In dem Winkel zwischen Außen- und Seitenwand schwillt sie zu einem kleinen Zwickel an. Die Sekundärlamelle *(sec)*, welche, wie erwähnt, in der Regel nicht dünner als die Primärlamelle ist, liegt dieser in eben ausgewachsenen Zellen an der ganzen Außenwand bis nahe an die Seitenränder hin unmittelbar an. Dort aber biegt sie, wie die Fig. 13 zum Ausdruck bringt, in leichter Rundung derart zu der zugehörigen Seitenwand ab, daß zwischen beiden Lamellen ein schmaler Hohlraum *(h)* frei bleibt. Unter demselben schmiegt sich die Sekundärlamelle wieder eng der primären an und bildet mit ihr und der entsprechenden Sekundärlamelle der Nachbarzelle die Seitenwand, welche allenthalben nur sehr geringe Dicke zeigt. An jüngeren Zellen sind die Hohlräume zunächst nur da sichtbar, wo die Außenwand mit zwei Seitenwänden eine Ecke bildet, später dehnen sie sich oben um die ganze Zelle herum aus und werden auch dann noch langsam etwas größer.

Die beste Trennung beider Lamellen wird durch geeignete Reagentien, besonders durch Javell'sche Lauge oder auch schon Glyzerin, bewirkt. Es löst sich hierbei an günstigen Präparaten die ganze Sekundärlamelle von der primären los, sowohl an der Außenwand wie an den Seitenwänden, und nur da, wo letztere an die Innenwand grenzen, erfolgt in einer schmalen Zone, ebenso wie in der Innenwand selbst, keine Spaltung. Imprägnierung ist in beiden Lamellen der Außen- und Seitenwände meist reichlich vorhanden, am meisten in dem kleinen Zwickel der Primärlamelle. Auch die Innenwand ist deutlich imprägniert und zwar besonders in den kleinen Zwickeln, die sie mit den Seitenwänden der Epidermis und der subepidermalen Schicht bildet. Weiter nach innen erstreckt sich die Infiltrierung der Wände nicht.

Der plasmareiche Inhalt der Zellen schließt sehr zahlreiche Chlorophyllkörner ein, welche normale Größe und normales Aussehen besitzen. Indes konnte ich mit Jod keine Stärke in denselben nachweisen.

Die Verhältnisse der Hydropotenzellen am Blatte von *Ranunculus divaricatus* entsprechen im allgemeinen ganz denen bei *R. fluitans*. Auch eine Primär- und Sekundarlamelle ist in der männlichen Ausbildung in den entsprechenden Zellwänden vorhanden und ebenso die kleinen Hohlräume zwischen beiden in den äußeren Ecken der Zellen. Im Gegensatz zu *R. fluitans* fand ich indes hier die Wände subepidermaler Zellen in ihrem ganzen Umfange leicht imprägniert. Sehr beachtenswert ist ferner, daß am ganzen Blattstiel bis zur Basis der zerschlitzten Spreite alle Zellen vollständig normal bleiben, während sie sich schon unmittelbar darüber in typische Hydropotenzellen verwandeln.

Bei *Ranunculus aquatilis* dagegen erstreckt sich der Hydropotencharakter der Epidermis wiederum ebenso wie bei *R. fluitans* auf den ganzen Blattstiel bis gegen die Achse hinab. Kleine Hohlräume in der Zellwandung, wie sie bei *R. fluitans* und *divaricatus* vorkommen, habe ich nirgends beobachtet. Die Imprägnierung der Wände beschränkt sich im allgemeinen auf die Epidermis.

Erwähnt sei auch an dieser Stelle, daß ich an den Schwimmblättern von *R. aquatilis* merkwürdigerweise keine Hydropoten fand. Auch an der Achse der drei angeführten Arten sind solche nicht vorhanden.

c. *Ceratophyllum demersum.*

Die bekannten steifen dichtstehenden Blätter dieser wurzellosen Wasserpflanzen sind pfriemlich mit einer ziemlich starken Krümmung nach aufwärts gegen den Vegetationspunkt der Achse zu und tragen an der nach außen gekehrten Seite kleine zugespitzte Höcker mit je einem einzelligen Stachel.

Die Epidermiszellen besitzen meist polygonale, seltener rechteckige oder quadratische Gestalt mit geraden Seitenrändern. Ihre Breite mißt ca. 25—30 μ, die Länge ist mehr wechselnd, hat aber ungefähr denselben Mittelwert. Nach innen grenzen an die Epidermis sehr weitlumige, lückenlos aneinander gefügte Parenchymzellen.

Die Zellwände der Epidermis, namentlich Außen- und Seitenwände, sind ziemlich dick, dicker als bei *Ranunculus fluitans,* und besitzen da, wo die beiden genannten Wände aneinander stoßen, leicht verstärkte Zwickel. An einem kleinen, nur ca. 1 mm langen scharf umgrenzten Stück an der Basis des Blattes sind die Zellwände samt der Kutikula völlig normal, im ganzen übrigen Teile aber und zwar auch schon unmittelbar über der genannten Stelle sind sie in der Weise chemisch verändert, wie es bei typischen Hydropotenzellen der Fall ist. Vor allem ist hier die Kutikula allenthalben vollkommen metamorphosiert. Die Außenwände sind stets gut imprägniert, ebenso die Seitenwände, wenigstens im äußeren Teile, und ganz besonders überdies die Zwickel an den Stellen, wo drei Zellen aneinander grenzen. Nach innen zu wird die Imprägnierung schwächer und ist in der Innenwand selbst nur mehr in ganz geringem Maße oder gar nicht vorhanden. In seltenen Fällen können indes auch die Zellwände der subepidermalen Schicht in den der Epidermis genäherten Teilen ganz leicht infiltriert sein.

Stärkere Imprägnierung als in den übrigen Zellwänden findet sich in denen der Höcker in der Umgebung des Stachels. Die sehr dicken Wände des letzteren bleiben in heißer konzentrierter Schwefelsäure in ihrer ganzen Stärke ungelöst und scheinen neben Lignin auch die nämliche „Substanz“ zu enthalten wie die anderen Epidermiszellen. Interessant ist, daß bei der Entwicklung des ganzen Blattes die Imprägnierung der Zellwände in den Höckern der Blattspitze ihren Anfang nimmt und sich dort auch die Kutikula zuerst chemisch verändert. Von hier aus schreitet dann die Umbildung der Zellwände langsam gegen die Basis weiter.

Im Innern der Zelle befindet sich wie gewöhnlich viel Plasma mit zahlreichen Chlorophyllkörnern.

Die Achse besitzt keine Hydropotenzellen.

d. *Myriophyllum spicatum,* Blatt.

Das submerse Blatt von *Myriophillum spicatum,* bei dem wir bereits an der Achse die oben beschriebenen kurzen Hydropoten fanden, ist fiederspaltig mit borstlichen Abschnitten.

Die in Längsreihen streichenden Epidermiszellen sind kurz rechteckig, quadratisch oder polygonal mit geraden Seitenrändern. Ihre Breite beträgt mit großer Regelmäßigkeit 22 μ, die Länge ist meist etwas kürzer. Die Höhe mißt 19—25 μ. Unter der Epidermis liegt wie bei allen ähnlichen Wasserblättern eine Schicht eng aneinander schließender weitlumiger Parenchymzellen.

Die Zellwände der Epidermis sind sehr dünn; die Dicke der Außenwände mißt nur ungefähr 1,5 μ. Wo die Seitenwände auf die Außenwände auftreffen, schwellen sie zwickelartig an. An diesen Stellen, wie auch an der Außenwand selbst, gewahrt man nicht selten kleine knotige oder warzige Verdickungen, welche ins Zellinnere vorragen. Die Außenwand ist in ihrer ganzen Dicke gut imprägniert, die Seitenwände dagegen meist nur ungefähr in der äußeren Hälfte, wobei sich die Imprägnierung von der Außenwand nach innen zu langsam verliert. Die Innenwand selbst und Wände subepidermaler Zellen fand ich nur ganz ausnahmsweise leicht infiltriert.

Die Kutikula ist am ausgewachsenen Blatte deutlich chemisch verändert; nur über der Mitte der Zellen, namentlich gegen die Basis des Blattes zu, bleibt hier nicht gar selten ein rundliches oder ovales Stück derselben mehr oder minder normal, während sie dagegen im Bereich der verdickten Seitenränder stets metamorphosiert ist. In dem Bestreben, sich abzurunden, lösen sich die einzelnen Zellen in vorgeschrittenem Alter an ihrem äußeren Teile häufig auf eine ganz kurze Strecke hin von einander los, ein Vorgang, bei dem natürlich die Kutikula über den Zellwänden zerreißt. An den feinen Fiederchen alter Blätter kann dieselbe nach meinen Beobachtungen streckenweise überhaupt gänzlich zu grunde gehen.

Der Inhalt der Epidermiszellen ist der gleiche wie bei den ähnlichen submersen Blättern.

6. Trapa natans.

Stiel des Schwimmblattes. Achse.

Legt man einen ganzen lebenden Sproß von *Trapa natans* in verdünnte Fuchsinlösung, so färben sich nach kurzer Zeit nicht nur die bereits früher besprochenen Hydropoten der Spreite, sondern ebenso auch der ganze Stiel nicht zu junger Blätter, sowie die Achse mit Ausnahme ihres jüngeren, mehrere Zentimeter langen Teiles unterhalb der Blatt-Rosette. Die sich färbenden Zellen an den Blattstielen und besonders auch an der Achse haben indes verschiedene Eigentümlichkeiten aufzuweisen, wodurch sie sich von denen aller bisher besprochenen Hydropoten zum Teil wesentlich unterscheiden.

Am Blattstiele ist der interessanteste Teil der aufgeblasene. Die Epidermis desselben besteht an jüngeren Blättern aus kleinen, niedrigen Zellen, welche meist rechteckige oder quadratische, seltener polygonale Gestalt mit geraden oder gebogenen Seitenrändern besitzen. Die subepidermalen Zellen haben einen nicht unerheblich größeren Flächendurchmesser (mittl. Durchmesser ca. 19 μ) und nicht ganz die doppelte Höhe wie die Epidermiszellen, sind aber im übrigen diesen sehr ähnlich. Sie schließen ebenfalls lückenlos aneinander und bilden wie die Epidermiszellen mehr oder minder regelmäßige Längsreihen. Nach innen folgen weiterhin noch 1—2 analoge Paremchymschichten, und dann erst die großen Lufträume des Stieles.

Die Zellwände der Epidermis, auch die Außenwände der selben sind allenthalben nur von sehr geringer Dicke, etwas stärker sind diejenigen der subepidermalen Schicht. Imprägnierung ist in der Außenwand der Epidermis merkwürdigerweise nur in sehr leichtem Grade vorhanden, etwas mehr findet sich in den Seiten- und Innenwänden. Von der subepidermalen Schicht sind zunächst Außen- und Seitenwände ziemlich stark imprägniert. Die Kutikula scheint hier ebenso wie bei den bisher besprochenen Fällen chemisch sich zu verändern, sobald die Ausscheidung der „Substanz“ in der darunter liegenden Wandung erfolgte, geht aber dann infolge der weiteren Entwicklung der Epidermis rasch ganz und gar verloren. Die Zellen der Epidermis beginnen nämlich schon sehr bald sich in ihrem äußeren Teile mehr oder weniger weitgehend von einander zu trennen und kollabieren am eben ausgewachsenen Blatte nach und nach vollständig, so daß auf weite Strecken hin oft nur mehr kaum erkennbare Reste derselben erhalten bleiben. An den absterbenden Zellen ist von einer Kutikula bereits gar nichts mehr zu entdecken. Der Verlust der Epidermis wird dadurch ausgeglichen, daß die Imprägnierung in den Wänden der subepidermalen Zellen besonders auch in deren Innenwänden verstärkt wird und weiterhin mehr oder weniger tief auch in die Wände der darunter liegenden Zellen eindringt. Gelegentlich finden in diesen beiden Zellschichten noch nachträgliche Teilungen parallel zur Oberfläche des Stieles statt, manchmal treten außerdem auch noch neue Wände in Radialebenen des Stieles oder senkrecht zur Längsrichtung desselben auf. Die neu gebildeten Wände werden alsbald gut imprägniert. Es ist hier der merkwürdige Fall gegeben, daß nicht die Epidermis, sondern die subepidermalen Zellen die wichtigste Schicht an der Peripherie eines Blatteiles bilden und den Schutz des tieferliegenden Gewebes auf die Dauer allein zu bewerkstelligen haben.

Der Inhalt der jungen Epidermiszellen, sowie der subepidermalen Zellen am aufgeblasenen Teile des Stieles besteht aus glashellem Plasma ohne Chlorophyll.

Die Achse von *Trapa* besitzt unter der Epidermis ein vielschichtiges Rindenparenchym, dessen periphere Zellen ziemlich dünnwandig sind und im Flächenbilde parallel zur Längsachse gestreckt, im Querschnitte aber isodiametrisch-polygonal erscheinen. Querschnitte durch den in Fuchsinlösung sich rot färbenden Teil einer Achse ungefähr 8 cm unter der Blattrosette zeigten, daß dort keine zusammenhängende Epidermis mehr vorhanden war, es wurde vielmehr der ganze Umfang des Stämmchens lediglich von den Resten kollabierter Zellen eingenommen, von denen man nicht unterscheiden konnte, ob sie ursprünglich zur Epidermis oder zur Rinde gehört hatten. Von einer Kutikula war nichts mehr zu sehen. Die Wände der kollabierten Zellen waren ziemlich stark imprägniert und ebenso vom noch lebenden Gewebe die Wände der äußersten 2 - 3 Zellschichten. Deutlich konnte man erkennen, daß bei dieser Achse bei zunehmendem Alter immer neue Zellen an der Peripherie kollabieren, während die Imprägnierung in entsprechender Weise nach innen zu auf immer neue Zellschichten übergreift. Einen Unterschied in chemischer Hinsicht zwischen der Imprägnierungssubstanz hier und in den Hydropoten der Blätter habe ich nicht gefunden.

Sehr zweifelhaft ist es, ob in diesem Falle wirklich von einer eigentlichen Hydropotenbildung gesprochen werden darf, oder ob nicht vielmehr die Imprägnierung allein oder hauptsächlich deshalb erfolgt, um die durch rein mechanische Einflüsse von einer Kutikula entblößte Achse nach außen hin möglichst gegen zersetzende Agentien zu schützen. Vielleicht liegt hier eine einfache „Metadermisbildung" im Sinne von A. Meyer vor, wie sie dieser Forscher am Rhizom von *Veratrum album* und *V. nigrum* (Archiv der Pharmazie. XX. 1882. p. 81) beschrieb. Die Färbbarkeit der Zellwände an der Peripherie der lebenden Achse in Fuchsinlösung würde hier, wo die Kutikula fehlt, nicht gegen die obige Annahme sprechen. Die imprägnierte Membran hat sich zwar an all den Pflanzen, wo ich sie daraufhin prüfte, als ziemlich gut permeabel für Wasser und Salze erwiesen, aber sie ist es doch in viel geringerem Maße als reine Zellulosewand und besitzt überdies eine viel größere Widerstandsfähigkeit gegen Zersetzung.

Am Rhizom von *Trapa* befinden sich zweierlei Wurzeln, im oberen Teile kurze Wasserwurzeln, in unterer lange Schlammwurzeln. Sehr interessant ist es nun, daß ich bei ersteren und zwar am Hauptast kurz vor Bildung der Seitenwurzeln sowohl die Wände der Epidermis wie der subepidermalen Schicht in reichem Maße von einer Substanz imprägniert fand, für die ich mit konz. Schwefelsäure, Eau de Javelle sowie Sudan III genau die nämlichen Reaktionen erhielt wie für die Imprägnierungssubstanz der Hydropoten am Blatte. Eine echte Verkorkung der subepidermalen Zellen konnte ich nicht finden; ob eine solche noch in späteren Stadien erfolgt, habe ich indes nicht untersucht. An den Schlammwurzeln dagegen ist die hypodermale Zellschicht deutlich verkorkt, während die Epidermiszellen in ihren Wänden wiederum die gleiche Substanz enthalten wie die entsprechenden Zellen der Wasserwurzeln. Da an den letztgenannten wie wohl an allen Wurzeln von vornherein eine Kutikula fehlt, scheinen dieselben, soweit es sich ohne eingehendere Untersuchung dieser Organe sagen läßt, in Bau und Funktion weitgehende Analogien zu den hydropotisierten Blatteilen der Wasserranunkeln, von *Ceratophyllum* und *Myriophyllum* aufzuweisen.

III. Kapitel.

Die Kutikula der Hydropotenzellen, ihre physikalischen und chemischen Eigenschaften.

Wohl das wichtigste und interessanteste Merkmal der Hydropoten liegt in der chemischen Veränderung ihrer Kutikula. Wo diese nicht vorhanden ist, kann von einer echten Hydropote überhaupt nicht die Rede sein.

Die Kutikula am regulären Gewebe in der Nachbarschaft der Hydropoten ist bei den hier in Betracht kommenden Arten in der Regel eine verhältnismäßig ziemlich dicke, im Gegensatz zu sehr vielen anderen typischen Wasserpflanzen.

Wie nun die Verfolgung der Entwicklungsgeschichte zeigte, sind die jungen Hydropoten-Anlagen von einer Kutikula bedeckt, die sich in nichts von jener der regulären Zellen unterscheidet. Erst ziemlich spät beginnt die chemische Metamorphose, und aus diesem Grunde besitzt auch die Kutikula der fertigen Hydropote im allgemeinen die nämliche morphologische Ausgestaltung, vor allem ungefähr die nämliche Dicke wie die der übrigen Epidermis. Nur bei den ziemlich stark vorgewölbten Hydropoten an der Winterknolle von *Sagittaria sagittifolia* hat, wie bereits dargelegt wurde, die Kutikula der regulären Zellen eine schwach körnige Struktur aufzuweisen, während jene der Hydropoten glatt erscheint. Der einzige äußere Unterschied, den man wohl bei allen ausgewachsenen Blättern zwischen beiden Kutikula-Formen beobachten kann, beruht darin, daß die veränderte Kutikula gegenüber der regulären eine mehr gelbliche Farbe zeigt, die im Alter häufig auch einen schwach bräunlichen Ton erhält.

So wenig sich reguläre und Hydropoten-Kutikula rein morphologisch von einander unterscheiden, so sehr ist dies der Fall in physikalischer und auch chemischer Hinsicht, wobei aber von vornherein zu bemerken ist, daß trotz der Verschiedenheit der Arten, bei denen sich Hydropoten finden, die wesentlichen Eigenschaften der metamorphosierten Kutikula in den genannten Richtungen, soweit ich es bisher konstatiersn konnte, allenthalben die gleichen sind.

Vor allem ist dieselbe leicht permeabel für Wasser und Salzlösungen, eine Erscheinung, die beiläufig bemerkt, für die physiologische Erklärung der Hydropoten zweifellos von fundamentaler Bedeutung ist. Läßt man unter dem Mikroskope zum Beispiel zu frischen, nicht zu dünnen Flächenschnitten von der Unterseite eines lebenden Schwimmblattes von *Sagittaria sagittifolia,* welche in Wasser liegen, langsam von der Seite 10-prozentige Salpeterlösung in der Weise zufließen, daß dieselbe erst nur in starker Verdünnung, nach und nach aber in größerer Konzentration auf die Schnitte einwirkt, so tritt in allen Hydropotenzellen schon sehr bald Plasmolyse ein, während sich eine solche in den regulären Zellen erst bei bedeutend stärkerer Konzentration der Lösung bemerkbar macht. Bei *Limnanthemum nymphaeoides* gab ein ähnlicher Versuch dasselbe Ergebnis.

Leichter noch kann die Permeabilität der Hydropoten-Kutikula mit Hilfe einer mäßig verdünnten Fuchsinlösung erwiesen werden. Wie schon aus den früheren Kapiteln zur Genüge bekannt, wird von jeder lebenden, ausgewachsenen Hydropotenzelle durch die unverletzte Kutikula hierdurch der Farbstoff in die inneren Zellwände aufgenommen, und zwar ist die Färbung bei nicht zu starker Verdünnung schon in ganz wenigen Minuten auch makroskopisch bemerkbar.

Die Farblösung kann also die Kutikula der Hydropote mit Leichtigkeit passieren, von der regulären hingegen wird sie nie und nirgends, auch nicht bei mehrtägiger Einwirkung starker Lösung, nach innen durchgelassen. Letzteres ist nicht nur der

Fall bei allen jenen Pflanzen, welche Hydropoten besitzen, sondern auch bei solchen, bei denen die gesamte Aufnahme von Nährstoffen nur durch eine normale Kutikula vor sich gehen kann, bei denen also dieselbe immerhin eine verhältnismäßig große Durchlässigkeit besitzen muß, wie wir dies bei wurzellosen Arten von *Utricularia,* bei *Wolffia arrhiza* u. a. finden.

Sämtliche in den früheren Kapiteln angeführten Arten wurden bezüglich der Permeabilität der Kutikula mit Fuchsinlösung geprüft. Soweit möglich, wurden lebende Pflanzen zum Versuche verwendet und nur im Notfalle Alkohol- oder Herbar-Material, welches übrigens bei vorsichtiger Handhabung ebenfalls ganz sichere Resultate liefert.

Ebenso wie für Fuchsinlösung, fand ich die Hydropoten-Kutikula auch durchlässig für Lösungen von Eosin, Gentianaviolett und Anilinblau.

Mit der großen Permeabilität der metamorphosierten Kutikula hängt offenbar auch der Umstand zusammen, daß sie im Gegensatz zur regulären Kutikula von Wasser leicht benetzbar ist. Hebt man z. B. ein Schwimmblatt von *Trapa natans* vorsichtig aus dem Wasser, so kann man beobachten, daß das Wasser von der normalen Kutikula sehr rasch abläuft, an jener der Hydropoten aber haften bleibt, wobei sich die adhärierenden Tröpfchen meist genau den Umrissen der letzteren anschmiegen Die Benetzbarkeit der Hydropoten bildet wohl auch den Hauptgrund, weshalb sich an ihnen mit besonderer Vorliebe allerlei Algen ansiedeln, so daß E. Perrot (l. c.) diese Organe bei *Villarsia parnissifolia* mit Domatien vergleichen konnte; vielleicht allerdings treten durch die durchlässige Kutikula in ganz geringer Menge auch Nährsalze nach außen, durch welche die Algen angelockt werden.

Die physikalischen Beobachtungen wurden aufs trefflichste von chemischen Reaktionen unterstützt. Nach K. Kroemer (Bibl. bot. 59, 1903) ist der beste Farbstoff für Kutin und Suberin Sudan III, welches jeder normalen Kutikula eine sehr schöne und dauerhafte Rotfärbung verleiht. Die metamorphosierte Kutikula färbt sich aber auch bei mehr als 24stündigem Verweilen in einer konzentrierten alkoholischen Lösung dieser Substanz nicht hochrot, sondern nur leicht orange oder höchstens rötlich orange und nimmt überhaupt deutlich viel weniger Farbstoff auf als die reguläre. Noch wesenlich schärfer tritt der Unterschied zwischen beiden Kutikulaformen zu tage, wenn man zu den mit Sudan III gefärbten Schnitten unter dem Mikroskope langsam Eau de Javelle zufließen läßt. Sowie das Reagens die veränderte Kutikula erreicht hat, schlägt die Farbe derselben sehr rasch meist schon innerhalb 1 Minute von Orange in ein helles Bräunlich-gelb um, während die reguläre Kutikula ungleich langsamer reagiert und meist auch bei starker Einwirkung der Lauge noch ungefähr ½ Stunde ihre rote Färbung beibehält. Besonders bei Pflanzenteilen mit langen oder kurzen Hydropoten läßt sich an dünnen gefärbten Querschnitten unmittelbar nach Einwirkung der Javelleschen Lauge der genannte Farbenunterschied an der Grenze zwischen Hydropoten und regulärer Epidermis mit vollster Sicherheit erkennen.

Bleiben ähnliche, gefärbte oder ungefärbte Schnitte in starkem Eau de Javelle längere Zeit — eine Stunde bis zu einem halben Tag — liegen, so verschwindet merkwürdigerweise die Kutikula an den Hydropoten vollständig, was sich nur durch Lösung erklären läßt, wogegen sich die reguläre Kutikula auch nach vieltägiger Einwirkung, abgesehen von der Entfärbung, nicht merklich verändert.

Bei *Ranunculus fluitans* habe ich die Lösung der metamorphosierten Kutikula in Eau de Javelle schon innerhalb 10 Minuten unter dem Mikroskop mit Sicherheit direkt verfolgen können.

Durch die chemische Metamorphose wird auch die Widerstandsfähigkeit der Kutikula stark vermindert; es wurde in den früheren Abschnitten bereits häufig darauf hingewiesen, daß dieselbe an größeren oder kleineren Teilen von Hydropoten im Alter oft gänzlich zu grunde geht.

An den jungen Hydropotenanlagen verhält sich überall da, wo die Ausscheidung der Imprägnierungssubstanz in den Zellwänden noch nicht erfolgt ist, die Kutikula, wie schon erwähnt, vollständig normal, sie ist undurchlässig für Fuchsinlösung, färbt sich mit Sudan III rot und ist unlöslich in Javellescher Lauge. Sobald aber in der Außenwand einer jungen Hydropotenzelle die Imprägnierung eingesetzt hat, läßt sich in der zugehörigen Kutikula alsbald auch die chemische Veränderung konstatieren, und es scheint, daß zwischen dieser und der Imprägnierung ein noch unbekannter innerer Zusammenhang besteht. Die Metamorphose der Kutikula beginnt, soweit ich es beobachten konnte, in der innersten Schicht derselben über der Außenwand und dringt langsam fast schichtenweise nach außen vor, so daß man an manchen Zellen eine Kutikula finden kann, die nur in ihrem inneren Teile richtig metamorphisiert ist. Wenn beim Bandblatte von *Alisma graminifolium* und anderen submersen Blättern der Hydropotencharakter der Zellen gegen die Basis zu allmählich nachläßt, so scheint dies darauf zu beruhen, daß die chemische Veränderung in immer tieferen Schichten der Kutikula zum Stillstand kam.

Nach all dem bisher Gesagten haben wir also hier den interessanten Fall vor uns, daß eine als normal angelegte Kutikula im Laufe der Entwicklung weitgehend chemisch verändert wird, eine Erscheinung, die in ähnlicher Weise meines Wissens nirgends im Pflanzenreiche bisher beobachtet wurde. Das Ziel der Veränderung besteht wohl im wesentlichen darin, der Kutikula ihren fettartigen Charakter zu rauben und sie für Wasser und Nährlösung permeabel zu machen. Über den inneren chemischen Prozeß der Metamorphose ließ sich natürlich noch nichts Näheres erkennen.

IV. Kapitel.

Die Imprägnierungssubstanz.

Wie alle Hydropotenzellen eine metamorphosierte Kutikula aufzuweisen haben, so besitzen sie auch ohne Ausnahme in höherem oder geringerem Grade chemisch veränderte Wände. Diese

Veränderung der Wände erfolgt aber nach meinem Dafürhalten nicht in der Weise, daß sich die Zellulose derselben ihrerseits in einen anderen Stoff umwandeln würde, sondern beruht wohl darin, daß in die junge Zellulosemembran eine heterogene, chemisch selbständige Substanz eindringt und zwar jene, welche wir schon biher als „Imprägnierungssubstanz“ bezeichnet haben. Die obige Annahme läßt sich durch folgende Beobachtungen stützen. Behandelt man die Zellwände irgend einer Hydropote mit konz. Schwefelsäure oder Kupferoxydammoniak, so bleiben Häutchen aus einem bräunlichen Stoffe (im Folgenden als isolierte „Substanz“ bezeichnet) zurück, für den ich die nämlichen Reaktionen erhielt wie für die frische imprägnierte Zellwand, abgesehen von den spezifischen Reaktionen der Zellulose, die von letzterer stets auch gegeben werden. Setzt man dagegen imprägnierte Membranen einige Stunden lang der Einwirkung von Eeau de Javelle aus, so bekommt man einen Rückstand, der nur noch die Reaktionen der Zellulose, nicht aber jene der „Substanz“ zeigt.

Diese Tatsachen scheinen mir auch gegen die Annahme zu sprechen, daß hier eine eigentliche chemische Verbindung zwischen der Imprägnierungssubstanz und der Zellulose stattfindet, sondern berechtigen wohl zu der Vorstellung, daß die erstere frei zwischen die Molekülgruppen der letzteren (die Mizelle) eingelagert wird.

Die natürliche Farbe der imprägnierten Wände ist in jungem frischen Zustande meist eine schwach gelbliche, wird aber im Alter je nach der Menge der „Substanz“ mehr und mehr bräunlich.

Die wichtigsten chemischen Reaktionen der Imprägnierungssubstanz, die zum Teil schon oben angegeben wurden, sind folgende:

In kalter und heißer konz. Schwefelsäure ist die „Substanz“ unlöslich. Derbere Häutchen derselben bleiben in der Regel sogar dann noch erhalten, wenn man die Schwefelsäure bis zu starkem Rauchen erhitzt.

In Eau de Javelle dagegen ist sie merkwürdiger Weise nicht unschwer löslich. Aus gut imprägnierten Wänden von Hydropotenzellen entfernt dieses Reagens die „Substanz“ meist schon nach einigen Stunden vollständig, so daß die zurückbleibenden Wandungen alsdann nur noch Zellulosereaktionen geben. Löst man aus den Zellwänden irgend welcher Hydropoten erst die Zellulose durch längere Behandlung mit konz. Schwefelsäure und wäscht dann die zurückbleibenden Häutchen der Imprägnierungssubstanz mit Wasser gründlich aus, so lösen sich dieselben in Javelle'scher Lauge meist in 10—30 Minuten glatt auf.

Zu Beginn der Einwirkung färbt Eau de Javelle die imprägnierte Membran wie auch die isolierte „Substanz“ lebhaft gelbbraun, doch verschwindet diese Färbung in kurzer Zeit.

Königswasser verleiht den imprägnierten Wänden eine gelbe Farbe und bringt allmählich nach mehreren Tagen die „Substanz“ zur Lösung. Ähnlich verhält sich konz. Salpetersäure, scheint aber noch langsamer zu lösen.

50 % Chromsäure löst in 10—15 Minuten alle imprägnierten Wände.

Kalilauge färbt die „Substanz“ in der Kälte gelb, in der Hitze bräunlich, bewirkt aber sonst auch bei langer Einwirkung und starkem Kochen sowohl bei der imprägnierten Wand wie bei der durch konz. Schwefelsäure isolierten und ausgewaschenen „Substanz“ keine sichtbare Veränderung.

Eine frisch bereitete Lösung von Kupferoxydammoniak sowie auch eine solche von Ammonoxalat lösen die „Substanz“ nicht.

In Glyzerin erfolgt auch bei starkem Erhitzen keine Reaktion.

Jodjodkalium färbt imprägnierte Wände sowie die isolierte „Substanz“ gelb. Bei Zugabe von Schwefelsäure wird letztere gelbbraun; die imprägnierte Membran dagegen erhält eine Mischfarbe zwischen dieser Farbe der „Substanz“ und der blauen der Zellulose. Je nach dem Grad der Imprägnierung überwiegen bald die blauen, bald die braunen Töne, in günstigen Fällen bekommt man eine schmutzige grünliche Färbung. Chlorzinkjod verhält sich analog.

Mit Phlorogluzin und Salzsäure, mit Anilinsulfat sowie auch mit Thallinsulfat läßt sich in den Wänden der Hydropotenzellen der Blätter und natürlich auch in der isolierten „Substanz“ nirgends eine Ligninreaktion erhalten. Mit dem erstgenannten Reagens färben sich die imprägnierten Wände rein gelb, zwar etwas dunkler als Zellulose, aber ohne einen Stich ins Rötliche. Die einzigen mir bekannten Hydropoten, deren Wände auch leicht verholzen, sind die an der Winterknolle von *Sagittaria sagittifolia.*

Gewissen Farbstoffen gegenüber besitzt die Imprägnierungssubstanz eine starke Neigung, dieselben in beträchtlicher Menge zu speichern; es sind dies vor allem Fuchsin, Gentianaviolett, Eosin sowie Anilinblau. Sowohl die imprägnierten Zellwände wie die isolierte „Substanz“ werden von ihnen sehr stark tingiert.

Sudan III wird dagegen nur in verhältnismäßig geringer Menge aufgenommen und färbt die imprägnierten Wände leicht gelb-orange bis rötlich-orange, niemals aber hochrot wie die verkorkten Membranen. Läßt man zu den mit Sudan gefärbten Wänden von Hydropotenzellen Eau de Javelle zufließen, so schlägt die Farbe derselben in kurzer Zeit in einen bräunlich gelben Ton um, der aber auch nicht lange der bleichenden Wirkung der Lauge widersteht. Verkorkte Wände behalten im Gegensatz hierzu bei gleicher Behandlung ganz bedeutend länger ihre rote Färbung bei. Die mit der „Substanz“ imprägnierte Lamelle und die verkorkte stehen also bezüglich ihres Verhaltens gegenüber Sudan III und Javelle'scher Lauge zu einander in demselben Verhältnis wie metamorphosierte und normale Kutikula.

Beim Abrauchen der Substanz mit konz. Schwefelsäure bleibt kein nennenswerter Rückstand; Einlagerung von Kieselsäure oder Salzen in bemerkenswerter Menge sind also nicht vorhanden.

In polarisiertem Lichte erscheinen stark imprägnierte Wände bei gekreuzten Nikols dunkel, schwächer imprägnierte hingegen erfahren eine leichte Aufhellung, wobei sich offenbar der Einfluß der Zellulose bemerkbar macht.

Unter all den mir bekannten Stoffen der pflanzlichen Zellwand gibt es keinen, der die nämliche Reaktion geben würde wie die Imprägnierungssubstanz, der also mit dieser identisch wäre. Von den Korkstoffen z. B. unterscheidet sich dieselbe besonders durch das Verhalten gegenüber Eau de Javelle, Kalilauge, Königswasser, Chromsäure und Sudan III; von allen anderen hier in Betracht kommenden Stoffen weicht sie z. T. in noch weit höherem Maße ab.

Am meisten Ähnlichkeit in chemischer Beziehung scheint die „Substanz" merkwürdigerweise mit der metamorphisierten Kutikula zu besitzen, mit welcher sie das Verhalten gegen Sudan III und Eau de Javelle, gegen Jod und Schwefelsäure sowie gegen andere Reagentien gemeinsam hat.

Über die eigentliche chemische Natur der Imprägnierungssubstanz ließ sich indes noch kein bestimmtes Bild gewinnen. Leider konnte ich auch noch keine Reaktion finden, die nur für diese Substanz gelten würde und die etwa einer der bekannten Ligninreaktionen vergleichbar wäre. Aus diesem Grunde ist auch das Bedenken noch nicht ganz von der Hand zu weisen, daß die Imprägnierungssubstanzen verschiedener Arten nicht identisch sind, sondern zwar ähnliche, aber doch bis zu gewissem Grade verschiedene Stoffe darstellen, welche wir aber nur noch nicht voneinander zu unterscheiden vermögen. Die Gesamtheit der erhaltenen Reaktionen macht es vorerst aber doch wahrscheinlich, daß die „Substanz" einheitlichen Charakter trägt. —

Die Menge von Imprägnierungssubstanz, die in den einzelnen Zellwänden der Hydropoten auftreten kann, ist natürlich eine recht verschiedene. Am meisten davon findet sich, wie bekannt, stets in den Außenwänden der Epidermiszellen, wo sie sich auch ontogenetisch zuerst nachweisen läßt. Jede Hydropotenzelle, deren Kutikula bereits verändert ist, enthält so viel Substanz in der Außenwand eingelagert, daß von letzterer bei Behandlung mit konz. Schwefelsäure stets zum wenigsten ein ziemlich starkes kontinuierliches Häutchen übrig bleibt. In der Außenwand selbst ist wohl bei den meisten ausgewachsenen Hydropotenzellen der verhältnismäßig größere Teil der „Substanz" in einer inneren Schicht, welche an das Zellumen grenzt, eingelagert; die äußere Schicht ist zwar auch bis an die Kutikula hin imprägniert, aber in schwächerem Grade. Wie wir in früheren Kapiteln gesehen, kann durch diese Schichtung eine förmliche Lamellierung entstehen: nach innen zu bildet sich eine dünne Lamelle (*i*) (cf. Fig. 1, S. 297) mit einem sehr dichten Gefüge von Zellulose und sehr viel „Substanz", nach außen hin eine dickere (*m*), welche nur leicht imprägniert ist. Besonders schön läßt sich diese Verteilung der Schicht erkennen, wenn man die Einwirkung von konz. Schwefelsäure auf dünne Querschnitte von Hydropoten, beispielsweise von *Potamogeton natans* u. a., unter dem Mikroskope beobachtet. Wenn das Reagens die Außenwand einer Hydropotenzelle erreicht hat, quillt allein die äußere Lamelle *m* sehr stark auf und löst sich großenteils, während die innere Lamelle *i* in ihrer Form fast unverändert erhalten bleibt. Ungemein häufig kann man auch bei den verschiedensten Arten bei der nämlichen Behandlung eine blasige Auftreibung in den Außenwänden der Hydropoten sich bilden sehen, welche dadurch verursacht wird, daß die Lamelle *m* an bestimmten Stellen besonders stark quillt und die Kutikula und die Lamelle *i* blasig auseinander treibt. In einigen Fällen, so bei *Sagittaria sagittifolia,* bei *Caldesia parnassifolia,* sind diese Stellen nicht gar selten so scharf umgrenzt, daß man den Eindruck erhält, als sei gerade hier die Lamelle *m,* bezw. die ihr entsprechende Schicht im Gegensatz zu den übrigen Teilen besonders schwach imprägniert. Derartige Stellen fanden sich, wie schon in Kapitel II, S. 310, erwähnt wurde, in Ein- bis Dreizahl an einer Zelle und besaßen meist relativ ziemlich beträchtliche Größe und rundliche oder ovale Gestalt.

Die Lamelle *i* trägt an der Innenseite bei manchen Arten wie *Limnanthemum nymphaeoides, Trapa natans* u. a. sehr häufig kleine warzige oder knotige Auswüchse, welche sehr viel „Substanz" enthalten und bei Besprechung der betr. Arten bereits angeführt wurden.

Die Seitenwände der Hydropotenzellen in der Epidermis besitzen die stärkste Imprägnierung in der Regel da, wo sie auf die Außenwand auftreffen; eine Lamellierung oder Schichtung ist bei ihnen in den allermeisten Fällen nicht zu erkennen. Letzteres ist fast ausnahmslos auch bei den Innenwänden der Epidermis und bei den Wänden der subepidermalen Zellen der Fall, soweit dieselben Imprägnierung zeigen.

In den Zellwänden einer eben ausgewachsenen gesunden Hydropote ist die Imprägnierung meist in allen Teilen in der gleichen Gesetzmäßigkeit und in entsprechenden Graden vorhanden und beschränkt sich, abgesehen von den Pflanzenorganen, die auch in ihrer regulären Epidermis Imprägnierung enthalten, lediglich auf die eigentlichen Hydropotenzellen. Nicht selten aber, vor allem bei fortschreitendem Altern, wird in einzelnen Partien von Hydropotenzellen besonders viel „Substanz" angesammelt oder dieselbe wird bei einigen Arten wie *Limnanthemum* u. a. auch in den Wänden benachbarter regulärer Zellen ausgeschieden. Wie in der Entwicklungsgeschichte der Hydropoten die Imprägnierung überhaupt in der Regel oft in einem ziemlich späten Stadium einsetzt, erst dann nämlich, wenn die zu imprägnierende Epidermiszelle bereits die Teilung eingestellt hat, so erlischt die Fähigkeit, neue „Substanz" in die Zellwände einzulagern, bei den betreffenden Pflanzenteilen meist erst in einem beträchtlich hohen Alter.

Eine Lamelle, die nur aus Imprägnierungssubstanz allein bestanden hätte, konnte ich nirgends nachweisen; immer ist dieselbe an eine Zellulosegrundlage gebunden. Letztere läßt sich auch in der inneren Lamelle *i* der Außenwände der Hydropoten-Epidermiszellen stets ohne Schwierigkeit nachweisen, wenn man die „Substanz" durch Eau de Javelle herauslöst Dasselbe gilt auch für die warzigen und knotigen Verdickungen, die sich bei *Limnanthemum nymphaeoides,* bei *Trapa* u. a. an der Innenfläche der Außenwand finden. —

Sämtliche imprägnierten Wände von Hydropotenzellen, auch die stark imprägnierten Außenwände der Epidermis, sind für Salzlösungen in hohem Grade permeabel; dies beweisen dieselben Versuche, mit deren Hilfe oben die Durchlässigkeit der metamorphosierten Kutikula dargetan wurde und welche zeigten, daß in den Hydropotenzellen mit verhältnismäßig großer Leichtigkeit durch stark verdünnte Salzlösungen Plasmolyse hervorgerufen wird. Indes können die imprägnierten Wände auf keinen Fall in dem Maße permeabel sein als die reinen Zellulosewände; dies folgt schon daraus, daß die imprägnierte Membran ein dichteres Gefüge besitzt als eine entsprechende nicht imprägnierte Zellulosewand, was besonders die innere Lamelle *i* in der Außenwand der Hydropotenepidermis deutlich erkennen läßt.

Eine weitere wichtige physikalische Eigenschaft der imprägnierten Wände besteht in ihrer großen Widerstandsfähigkeit und Festigkeit. Obwohl die Hydropoten des Schutzes einer normalen Kutikula entbehren und oft sogar auf größere Strecken hin völlig von derselben entblößt werden, obwohl sie ferner sehr häufig gerade an den exponiertesten Stellen eines Pflanzenteiles, am Rande, an erhöhten Nerven, ihren Platz finden und vielfach sich auch selbst über die Epidermisfläche vorwölben, halten ihre Zellwände doch all den zersetzenden Einflüssen des sie umspülenden Wassers in der Regel mit einer geradezu staunenswerten Zähigkeit stand. Die dicksten Zellulosewände würden unter denselben Bedingungen rasch zu grunde gehen. Bei *Potamogeton natans*, wo in der Außenwand der Epidermiszellen zwischen Kutikula und der dünnen, stark imprägnierten Lamelle *i* eine ziemlich dicke, leicht imprägnierte Lamelle *m* sich befindet (cf. Fig. 12, S. 340), kann man an älteren Blättern nicht selten wahrnehmen, daß stellenweise auch die Lamelle *m* bis an die Lamelle *i* hin korrodiert ist, letztere selbst aber fand ich nie angegriffen. Den Grund dieser Widerstandsfähigkeit kann einzig und allein die reichliche Imprägnierung bilden, denn sonstige mechanische Schutzeinrichtungen fehlen.

Wird aus einer Hydropote mit heißer konz. Schwefelsäure alle Zellulose herausgelöst, so bleiben in der Regel von den imprägnierten Wänden steife feste Häutchen, und die einzelnen Zellen sinken, soweit sie gut imprägniert sind, nicht in sich zusammen. Nur in verhältnismäßig wenigen Fällen, wie z. B. beim Blattstiel von *Trapa natans*, legen sich die bei der genannten Behandlung übrig bleibenden Häutchen in lauter kleine Falten.

Aus den angeführten Beobachtungen geht mit Klarheit hervor, daß die Imprägnierungssubstanz den Zellwänden Widerstandsfähigkeit gegen zersetzende Einflüsse, sowie eine beträchtliche Steifheit und Festigkeit zu verleihen imstande ist.

Die Leistungen der imprägnierten Zellwände der Hydropoten werden übrigens sehr häufig noch durch deren verhältnismäßig große Dicke nicht unbedeutend unterstützt.

In den physikalischen Eigenschaften, welche die imprägnierende Substanz den Zellwänden gibt, beruht auch zweifelsohne ihre physiologische Bedeutung für die ganze Hydropote. Fürs erste muß sie den Zellen derselben die nötige Widerstandsfähigkeit und Festigkeit geben. Der mechanische Schutz einer normalen Kutikula ist ja an den Hydropoton nicht vorhanden, und so würden dieselben ohne einen entsprechenden Ersatz hierfür vorzeitig zu grunde gehen.

Auch die zweite, oben angegebene Eigentümlichkeit der „Substanz“, die Permeabilität der Zellulosewand wenigstes bis zu einem gewissen Grade herabzusetzen, ist in physiologischer Hinsicht sicherlich ebenfalls von größter Wichtigkeit. Da die metamorphosierte Kutikula dem Durchtritt von Salzlösungen kein Hindernis bietet und stellenweise überhaupt gänzlich schwindet, wäre es ohne eine besondere Gegeneinrichtung wohl unausbleiblich, daß durch die einfachen Zellulosewände merkliche Mengen wertvoller Salze oder gelöster Assimilate aus dem Innern des Gewebes nach außen diffundierten. Speziell im Imbibitionswasser gewöhnlicher Zellmembranen bewegen sich ja stets wichtige gelöste Stoffe, welche dem direkten Einfluß des Plasmas entzogen sind und durch einfache Diffussion in das umspülende Wasser gelangen könnten. In der Imprägnierung aber besitzt die Hydropote die Möglichkeit, ihre Zellwände zu verdichten, die Menge der Imbibitionsflüssigkeit in denselben zu vermindern, die Wege, welche die Lösung zu passieren hat, zu verengen und so den Austritt wertvoller Substanzen aus den Wänden soweit herabzusetzen, als es ihre eigentliche Funktion ihr eben gestattet. Ein weiteres Mittel hierzu steht ihr nicht zu Gebote. Nicht unmöglich ist es sogar, daß die Zellulosewand durch eine gute Imprägnierung für Lösungen mit großen Molekülen, also für Eiweiß- und vielleicht auch für Zuckerlösung ganz oder fast ganz impermeabel wird, während sie für anorganische Nährsalze gut durchlässig bleibt.

Die oben angeführte Vorstellung, daß die Imprägnierung auch den Verlust wertvoller Stoffe zu verhindern habe, deckt sich bis zu einem gewissen Grade mit jener, die Arthur Meyer und K. Kroemer über die Bedeutung der Kutisierung und Verkorkung für die Epidermis und Hypodermis von Wurzeln sowie für Endodermen gewonnen haben. (Vgl. K. Kroemer, Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel. Bibl. bot., 59, 1903.) Freilich bewirkt die Imprägnierung entsprechend der Funktion der Hydropoten keinen so dichten Abschluß des Gewebes nach außen hin als Verkorkung.

Unter dem erwähnten Gesichtspunkte erscheint es verständlich, weshalb die Imprägnierung so häufig auch in die subepidermale Schicht eindringt, obwohl dort in der Regel eine mechanische Verstärkung kaum nötig ist. —

Wie bei Besprechung der einzelnen Hydropotenarten schon mehrmals hervorgehoben wurde, habe ich Substanzen, welche unter sich und mit der Imprägnierungssubstanz der Hydropoten identisch zu sein scheinen, auch außerhalb der genannten Organe zum Teil in größerer Menge angetroffen und zwar besonders im Hautgewebe, in Gefäßbündelscheiden und innerhalb der Gefäßbündel vieler Pflanzen, wo sie die Zellwände infiltrieren. Nähere Angaben hierüber sollen im Anhange III (S. 369) zu dieser Arbeit Platz finden.

V. Kapitel.

Physiologie der Hydropoten.

E. Perrot (l. c. vgl. S. 333) glaubt die physiologische Aufgabe der flach muldenförmig vertieften Zellgruppen, der „plages tannifères“, an der Schwimmblattunterseite von Vertretern der Gattung *Limnanthemum* darin erblicken zu müssen, daß sie die bis an die Blattunterseite durchdringenden Lichtstrahlen aufzufangen haben, um sie für die Assimilation oder zur Erwärmung des Blattes nutzbar zu machen. Der große Chlorophyllgehalt und die Struktur der Zellen scheinen ihm dafür zu sprechen. Die Ansicht Perrots wird aber schon allein dadurch widerlegt, daß obige Organe in sehr schöner typischer Ausbildung auch an solchen Stellen jener Pflanzen in großer Anzahl vorkommen, die zum Teil überhaupt nicht vom Lichte erreicht werden können, nämlich an den unteren Teilen langer Blattstiele und an allen Seiten des Rhizoms, welches großenteils am Grunde des Gewässers im Schlamme hinkriecht. Außerdem wäre es unter der Voraussetzung, daß die Ansicht des genannten Forschers die richtige ist, schwer zu verstehen, weshalb die fraglichen Zellgruppen sowohl nach einwärts *(Limnanthemum Humboldtianum)* wie auch nach auswärts *(L. nymphaeoides)* gewölbt sein können, da ja dann die Art der Strahlenreflexion — Perrot nennt die vertieften Zellgruppen eine Art von Reflektoren des Sonnenlichtes — in einen Fall gerade die entgegengesetzte wäre wie im andern. Weitere Gegenbeweise werden sich von selbst aus den später folgenden Darlegungen ergeben.

Ebenso leicht oder noch leichter als für die Hydropoten von *Limnanthemum* ließe es sich für diejenigen aller anderen Gattungen zeigen, daß sie nicht den Zweck haben können, den Gang der Sonnenstrahlen merklich zu beeinflussen.

Dagegen weisen bedeutsame anatomische und physikalische Momente mit aller Deutlichkeit darauf hin, daß es sich hier um Organe handelt, durch deren Vermittlung das Innere der Pflanze in irgend eine Beziehung zur Außenwelt, zum umgebenden Medium, tritt.

Hierfür spricht vor allem der Umstand, daß jede typische Hydropote ihren wichtigsten Bestandteil stets in der Epidermis der Pflanze liegen hat und das wesentlichste Charakteristikum dieser ihrer Epidermiszellen darin besteht, im Gegensatz zu den regulären Nachbarzellen eine für Salzlösungen permeable Kutikula und überhaupt eine permeable Außenwand zu besitzen, wie dies das auffallend leichte Eintreten von Plasmolyse (vgl. S. 349) gerade in diesen Zellen zeigt.

Ein weiterer Beweis für obige Behauptung ließ sich durch folgendes Experiment erbringen. In ein typisches Schwimmblatt von *Sagittaria sagittifolia* wurde mittels einer Druckvorrichtung durch den abgeschnittenen Blattstiel mit mäßigem Überdruck Wasser eingepreßt. Der Versuch wurde an einem Abende angesetzt, und am kommenden Morgen war das unter einer Glasglocke befindliche Blatt an seiner ganzen Unterseite, sowie auch teilweise am Stiele von kleinen Wassertröpfchen bedeckt. Da Spaltöffnungen oder Hydathoden an den betreffenden Blatteilen so gut wie gänzlich fehlten, konnte der Wasseraustritt nur an den zahlreich vorhandenen Hydropoten erfolgt sein.

An einer abgestorbenen Winterknolle von *Sagittaria sagittifolia* hatte ein Schimmelpilz, dessen Myzel im Innern der Knolle üppig wucherte, fast ausschließlich in den Hydropoten einen Ausweg für seine Sporangienträger gefunden, eine Erscheinung, die wiederum darauf hinweist, daß das innere Gewebe der Knolle an den Hydropoten viel weniger stark nach außen hin abgeschlossen ist, als im Bereich der regulären Epidermis.

Die Beziehungen nun, welche die Hydropote zwischen dem Inneren der Pflanze und der Außenwelt herstellt, können nur darin bestehen, daß entweder leicht diffundierbare Stoffe, Wasser, Lösungen oder Gase, an derselben von innen nach außen abgegeben, oder von außen nach innen aufgenommen werden. Was zunächst freie Gase betrifft, so dürfen wir dieselben wohl von vorneherein aus der Betrachtung ausschalten, schon aus dem Grunde, weil sich ja die Hydropoten auch bei sehr vielen Schwimmblättern gefunden haben, bei denen die zahlreichen Spaltöffnungen der Oberseite ohnehin einen regen Gasaustausch bis in die letzten Zellen des lockeren Blattgewebes ermöglichen. Die Frage kann also nur noch lauten: werden Wasser bezw. Lösungen an den Hydropoten ausgeschieden oder aufgenommen?

Gegen eine Ausscheidung sprechen mannnigfache Gründe. Vor allem habe ich nirgends auch nur Spuren irgend einer Exkretionsfähigkeit an den Hydropoten wahrnehmen können, auch nicht an den in Kap. II, 3, a, γ, S. 319, beschriebenenen kleinen Hydropoten an den Luftblättern exotischer Echinodorus- und Sagittaria-Arten, wo sich jede Ausscheidung bei einiger Sorgfalt leicht würde beobachten lassen.

Außerdem besitzen vielleicht alle, sicher aber die meisten Blätter, an denen sich Hydropotenzellen finden, eigene typische Ausscheidungsorgane, nämlich Hydathoden oder Apikalöffnungen. Aus diesem Grunde gelang es nicht, bei Schwimmblättern von *Limnanthemum nymphaeoides* eingepreßtes Wasser ebenso an den Hydropoten der Spreite zum Austritt zu bringen wie beim Schwimmblatte von *Sagittaria* (vgl. oben). Das Limnanthemumblatt trägt nämlich am Rande der Spreite zahlreiche, sehr gut funktionierende Hydathoden, und an diesen perlte das eingepreßte Wasser in dicken Tropfen hervor; die Spreite von *Sagittaria* dagegen besitzt keine derartigen Organe am Rande, sondern nur eine Apikalöffnung an der Spitze, welche dem in großer Menge eingepreßten Wasser nicht genügend Ausweg bieten konnte.

Wären die Hydropoten wirklich Ausscheidungsorgane, so wäre es ferner nicht zu verstehen, weshalb Blätter, die in Berührung mit Wasser eine große Zahl von Hydropoten tragen, stets eine beträchtliche Reduktion derselben erfahren, sobald sie unter sonst ganz gleichen Bedingungen über der Wasserfläche sich entwickeln, eine Erscheinung, auf die ich weiter unten noch einmal kurz zurückkommen werde.

Vielleicht den stärksten Gegenbeweis gegen die Annahme einer ausscheidenden Tätigkeit der Hydropoten bildet schließlich das wurzellose *Ceratophyllum demersum,* dessen sämtliche Blätter mit Ausnahme eines verschwindend kleinen Stückes an der Basis von typischen Hydropotenzellen bedeckt sind. Die Blattbasis und die ganze lebende Achse tragen eine normale Kutikula, die kaum einer großen Menge von Nährlösung den Durchtritt gestattet, und so wäre es schlechterdings nicht einzusehen, wie diese Pflanze ihr Leben fristen könnte, wenn ihre Hydropotenzellen nur der Sekretion dienen würden.

Es kann im Gegenteil gar keinem Zweifel unterliegen, daß hier bei *Ceratophyllum* die Blätter auch die Wurzelfunktion übernommen haben und daß die Aufnahme der Nährlösung größtenteils oder vielleicht vollständig da erfolgt, wo Kutikula und Außenwand der Epidermis am durchlässigsten sind, nämlich an den Hydropotenzellen.

Aber auch direkt kann der Beweis erbracht werden, daß die Hydropoten die Aufnahme von Wasser und gelöster Stoffe zu besorgen haben. Bringt man irgend eine lebende Hydropoten-Pflanze in eine verdünnte Lösung von Eosin, Fuchsin oder Gentianaviolett, so tritt der Farbstoff, wie schon mehrmals hervorgehoben wurde, in kurzer Zeit an den Hydropoten ins Innere des Gewebes ein. Zwar werden zuerst nur die Wände der Hydropotenzellen, Außen-, Seiten- und Innenwände, meist auch der subepidermalen Schicht, gefärbt, aber nach verhältnismäßig nicht gar langer Zeit geht der Farbstoff auch ins Innere der Hydropoten-Epidermiszellen über und färbt dort besonders die körnigen Inhaltsstoffe des Plasmas. Auf dem Wege einfacher Diffusion würde eine solche intensive und rasche Färbung des ganzen Hydropoten-Apparates an der lebenden Pflanze kaum möglich sein, und man wird vielmehr annehmen müssen, daß die Hydropotenzellen die Lösung von außen direkt ansaugen.

Die Hautschicht des Plasmas kann dem Farbstoff selbst den Eintritt ins Innere der Zelle natürlich solange verwehren, bis sich derselbe in den umgebenden Zellwänden derartig konzentriert hat, daß die Diffusionskraft der Farblösung stärker ist als das Wahlvermögen des angrenzenden Plasmas. Dieser Punkt würde aber ohne saugende Wirkung des letzteren bei Anwendung ziemlich stark verdünnter Farblösung wohl nie erreicht werden.

Ein mittelgroßes typisches Schwimmblatt von *Sagittaria sagittifolia* ließ ich an der Luft welken und bestimmte, als es bereits schlaff geworden war, sein Gewicht. Hierauf legte ich es schwimmend auf Wasser und brachte es nach 2 Stunden abermals auf die Wage. Es hatte in dieser Zeit bereits 57 % seines Gewichtes an Wasser aufgenommen und war wieder völlig steif und frisch geworden. Da ich den Blattstiel gut mit Paraffin verstopft hatte und die ganze reguläre Epidermis von einer schwer durchlässigen Kutikula bedeckt ist, konnte die rasche Wasseraufnahme in der Hauptsache nur an den Hydropoten erfolgt sein.

Bemerkenswert ist auch die Tatsache, daß hydropotentragende Schwimmblätter, die man mit abgeschnittenem und verstopftem Stiele auf Wasser schwimmen läßt, unter Umständen wochenlang völlig frisch und lebenskräftig bleiben, was bei Blättern ohne Hydropoten, soweit sie nicht eine permeable reguläre Kutikula besitzen, nicht in dem Maße der Fall ist.

Obige Darlegungen führen mit Sicherheit zu dem Schlusse, daß fragliche Organe in Wirklichkeit „Wassertrinker“ sind. Natürlich werden sie aber nicht chemisch reines Wasser in die Pflanzen einzuführen haben, sondern ihre Aufgabe kann allein darin bestehen, mit dem Wasser gelöste Nährsalze aufzunehmen. Die Funktion der Hydropoten ist demnach dieselbe wie jene der Wurzeln.

Die Aufnahme der Nährlösung selbst erfolgt an der einzelnen Epidermiszelle einer Hydropote, wie schon oben dargelegt wurde, sehr wahrscheinlich in der Weise, daß dieselbe von innen her durch die permeable Außenwand direkt eingesaugt wird. Die saugende Kraft kann natürlich je nach den obwaltenden Umständen sehr verschiedene Größe besitzen, wird aber bei Schwimmblättern, die an ihrer Oberseite stark transspirieren, wohl sicherlich im allgemeinen beträchtlicher sein als bei ganz submersen Gewächsen. Dem Protoplasma der Epidermiszellen obliegt hierbei vor allem auch die wichtige Aufgabe, aus der Lösung, welche von außen an seine Hautschicht gelangt, mit der erforderlichen Menge Wassers gerade alle jene Salze diosmieren zu lassen, die von der Pflanze benötigt werden, unnütze oder schädliche Stoffe aber fern zu halten und gleichzeitig wertvollen Salzen den Austritt aus seinem Innern zu verwehren. Wenn es auch speziell bei der letztgenannten Aufgabe, wie bereits früher gezeigt wurde (vgl. S. 357), wohl bis zu einem gewissen Grad von der Imprägnierung der Zellwände unterstützt wird, so ist es doch in Anbetracht dieser Arbeit, die in den Hydropotenzellen der Epidermis zu leisten ist, vollkommen verständlich, daß sich dieselben von ihren regulären Nachbarzellen durch reicheres Plasma, durch kleinere Gestalt, einfachere Formen und geringeren Gehalt an Reservestoffen unterscheiden, denn all diese Momente können ihnen ihre Funktionen erleichtern.

Aus der Epidermis gelangt die aufgenommene Lösung in die großen subepidermalen Zellen, um von hier aus in das übrige Gewebe weiter zu wandern. Die Beziehungen der Hydropoten zur Nervatur, die wir bei den meisten hierher gehörigen Monokotylen fanden, können nur rein äußerlicher Natur sein und mögen ihre Begründung wohl allein darin besitzen, daß die phylogenetische Entwicklung der Hydropoten längs der Nerven besonders begünstigt war. Erwähnenswert ist die Tatsache, daß bei den Alismataceen die Gefäßbündelscheiden besonders an den Stellen, wo sich unter denselben Hydropoten befinden, in der Regel stark imprägniert sind, stärker als abseits von diesen Organen. Auch da, wo dieselben mit Vorliebe subepidermale Milchsaftgänge begleiten, konnte ich eine innere Beziehung zu denselben nicht entdecken.

Die auffallend große Zahl von Chlorophyllkörnern, die sich meist in den Epidermiszellen von Hydropoten an Blättern findet, erklärt sich vielleicht lediglich aus der entsprechend größeren Menge von Plasma in diesen Zellen. In manchen Fällen zeigen dieselben am ausgewachsenen Blatte rudimentären Charakter und scheinen großenteils überhaupt nicht mehr zu assimilieren. Nicht unmöglich ist es indes, daß sie besonders an jüngeren Organen doch Stärke bereiten, die aber rasch verzuckert und dann vielleicht sogar in die Imprägnierungssubstanz umgewandelt wird. —

Besonders wertvoll kann der Besitz von Hydropoten in der Laubblattregion wohl dann für eine Wasserpflanze werden, wenn dieselbe mit ihren Wurzeln in einem schlammigen oder moorigen Grunde steht, welcher eine beträchtliche Menge von Humussäuren enthält. —

Damit an einem Pflanzenteile, welcher Hydropoten tragen kann, dieselben in vollem Umfange sich entwickeln, ist, wie schon kurz erwähnt wurde, eine ständige direkte Berührung mit Wasser erforderlich. Ist eine solche nicht gegeben, so bleiben die Hydropotenanlagen mehr oder minder unentwickelt. Dies geht schon deutlich daraus hervor, daß an den Stielen der „Luftblätter“ und an Blütenstengeln von Alismataceen, bei denen lange Hydropoten vorkommen können, sich dieselben in voller Ausdehnung immer nur im unteren Teile finden, soweit dieser ins Wasser taucht. — Auch an den Spreiten von Schwimmblättern läßt sich dieselbe Tatsache bestätigen. Ein Blatt von *Hydrocleïs Commersoni*, das bereits in einem frühen Stadium gezwungen wurde, sich über den Wasserspiegel zu erheben und fortan gegen Benetzung geschützt blieb, zeigte in ausgewachsenem Zustande fast nur an den Nerven 1. Ordnung einige schmale Hydropoten, die sich mit Fuchsinlösung rot färbten. Die weitaus meisten Zellen, welche Hydropotencharakter hätten annehmen können, waren regulär geblieben oder hatten nur ihre Wände ganz leicht imprägniert, ohne aber die Kutikula zu verändern. An Schwimmblättern von *Limnanthemum nymphaeoides*, die sich im Freiland über dem Wasserspiegel entwickelt hatten, beobachtete ich eine Reduzierung aber der Hydropoten um mehr als die Hälfte. Legt man nun solche an der Luft gezogene, schon ausgewachsene Schwimmblätter auf Wasser, so kann man beobachten, daß sich noch nachträglich die schon bestehenden Hydropoten derselben langsam etwas vergrößern und sich neue bilden, auch wenn der Blattstiel durchschnitten ist.

Bei den Landformen einiger Alismataceen, welche beim Wasserleben Schwimmblätter mit Hydropoten besitzen, kann auch bei der einzelnen Art die Rückbildung der genannten Organe in der Natur einen sehr verschiedenen Grad erreichen, der nach meinen bisherigen Beobachtungen von Zeit und Intensität der Benetzung mit Regen und Tau, sowie von der Luftfeuchtigkeit abhängig ist. Landpflanzen von *Damasonium alisma* (leg. H. Glück, Villars en Dombes, V. 04) ließen z. T. an ihren Blättern keine Spur von Hydropoten entdecken und nur in einigen Zellen geringe Imprägnierung, welche pathologischen Eindruck machte. Andere

Pflanzen derselben Herkunft besaßen an den großen Nerven kurze Stücke langer Hydropoten mit schwacher Imprägnierung.

Die von mir untersuchten Luftblätter von *Caldesia parnassifolia* (leg. Glück) besaßen dagegen meist eine verhältnismäßig große Zahl kleiner Hydropoten. Ähnliches war der Fall bei Landpflanzen von *Elisma natans*, die im Freien an sehr feuchtem Standorte gezogen wurden, dagegen fand sich eine viel geringere Zahl von Hydropoten an eben solchen Pflanzen, die in einem allerdings auch sehr feuchten Glaskasten kultiviert wurden, wo sie gegen Regen geschützt waren. — Leider war es mir noch nicht möglich, experimentelle Untersuchungen in größerem Umfange nach dieser Richtung vorzunehmen; immerhin aber kann man wohl schon jetzt behaupten, daß sich der direkte Einfluß von Wasser und Feuchtigkeit auf die Bildung und Ausgestaltung eines Organes wohl nur in sehr wenigen Fällen innerhalb des Pflanzenreiches so schön verfolgen läßt wie hier. —

Bei Pflanzen von *Sagittaria sagittifolia*, die in nicht zu tiefem Wasser stehen, findet ontogenetisch ein allmählicher Übergang von einer Form mit Schwimmblätttern zu einer Reifeform mit „Luftblättern" statt. Während die Spreite des typischen Schwimmblattes bekanntlich von zahlreichen Hydropoten bedeckt ist, erfahren diese an den nun folgenden „Übergangsblättern" bereits eine immer stärker werdende Reduzierung, bis sie an den echten „Luftblättern" vollständig verschwunden sind.

In den seltenen Fällen aber, wo sich an wirklichen Luftblättern Hydropoten als konstante vollwertige Organe finden, wie bei den in Kap. II, 3, a γ aufgeführten exotischen Echinodorus- und Sagittariaarten, treten dieselben stets nur in verhältnismäßig sehr geringer Zahl und in sehr geringer Größe auf. Ihre Funktion wird, wie überall da, wo solche Organe an Luftblättern vorhanden sind, wohl hauptsächlich darin bestehen, aus Regen oder Tau oder bei eingetretener Überschwemmung direkt Wasser und gelöste Salze aufzunehmen und vielleicht auch je nach den Umständen Spaltöffnungen zu ersetzen. (Vgl. S. 324.)

VI. Kapitel.

Einiges zur Phylogenie.

Über die phylogenetische Entwicklung der Hydropoten läßt sich natürlich nichts mit Sicherheit behaupten, doch drängen hier verschiedene Momente unwillkürlich dazu, auch über sie einige Betrachtungen anzustellen.

Bei vielen der systematischen Gruppen, bei denen sich Hydropoten finden, weisen Verwandtschaft oder auch besondere morphologische und biologische Erscheinungen deutlich darauf hin, daß dieselben erst in einer Zeit, da sie sich schon weitgehend voneinander differenziert hatten, vom Land- zum Wasserleben übergingen. Da die Hydropoten natürlich erst bei diesem Übergang oder nachher an einer Pflanze auftreten konnten, folgt daraus, daß sie sich an verschiedenen Stellen des Pflanzenreiches unabhängig voneinander entwickelten und daß wir es hier also mit dem interessanten Fall einer mehrfachen Konvergenz zu tun haben.

Als Zeichen eines Überganges vom Land- zum Wasserleben in einer — phylogenetisch gesprochen — nicht allzufernen Zeit werden u. a. gewöhnlich rudimentäre Spaltöffnungen an submersen Pflanzenteilen betrachtet. Solche fand ich an typisch submersen Bandblättern sehr vieler Alismataceen, an der Unterseite der Schwimmblätter von *Damasonium, Caldesia, Elisma* sowie von *Hydrocleïs* und auch von *Limnanthemum Humboldtianum*. Bei der letztgenannten Gattung wie auch bei den Wasserranunkeln ist die nahe Verwandtschaft mit fast lauter landbewohnenden Arten und Gattungen in derselben Hinsicht besonders bemerkenswert. Für die Alismataceen nimmt auch H. Glück (l. c.) einen derartigen Übergang vom Land- zum Wasserleben an

Selbständige Entwicklung der Hydropoten dürfen wir wohl im allgemeinen als wahrscheinlich annehmen fürs erste bei den Monokotylen, weiterhin aus der Gruppe der Dikotylen in den Ordnungen der Polycarpicae (*Ranunculus* und *Ceratophyllum*) sowie der Myrtifloren *(Trapa* und *Myriophyllum)* und in der Familie der Gentianaceen (*Limnanthemum*). Vielleicht ist speziell bei den Dikotylen der Hydropotenapparat sogar in jeder einzelnen Familie selbständig entstanden.

In diesem Zusammenhange ist es auch von Interesse, daß ich überdies bei Salvianiaceen und bei Ricciaceen hydropotenartige Einrichtungen fand, die also auch Konvergenzerscheinungen darstellen.

Der Weg, auf welchem sich die Pflanzen in den Besitz von Hydropoten setzten, dürfte meiner Ansicht nach bei den Alismataceen wohl noch ziemlich klar ersichtlich sein. Wie schon des öfteren erwähnt, werden im Bereich dieser Familie Imprägnierungssubstanzen auch im regulären Gewebe verschiedener Pflanzenteile lediglich zu mechanischen Zwecken ausgeschieden. Dies ist besonders auch der Fall in der Epidermis der Blätter und zwar findet sich hier die größte Menge von Substanz stets an den exponiertesten Stellen derselben, die am meisten des Schutzes bedürfen, nämlich an den vorspringenden Nerven oder bei zarten Spreiten auch am Rande. Es ist nun sehr gut denkbar, daß durch lokale Anreicherung von „Substanz“ an derartigen Stellen bei den Blättern, die jetzt Hydropoten tragen, eine gewisse Disposition für die Bildung derselben geschaffen wurde. scheint ja doch gerade auch das chemische Agens, das die Metamorphose der Kutikula zu bewirken hat, in einem uns noch rätselhaften Zusammenhang mit der Imprägnierungssubstanz zu stehen. So würde es denn auch verständlich werden, weshalb sich bei primitiven Alismataceen-Blättern die Hydropoten immer nur am Rande und an den großen Nerven finden und weshalb dieselben auch bei so hochentwickelten Formen, wie sie die Schwimmblätter von *Lophotocarpus* darstellen, noch immer größtenteils an die Nerven gebunden sind.

Auch in anderen Familien, bei denen Hydropoten vorkommen, wird wohl die Entwicklung derselben in ähnlicher Weise vor sich gegangen sein: erst Anreicherung der „Substanz“ an bestimmten Punkten aus rein mechanischen Gründen, dann allmähliche Bildung einer Hydropote an diesen Stellen.

Ein anderer Weg war kaum möglich.

Anhang.

I. Systematische Übersicht der Angiospermen, an denen bisher Hydropoten nachgewiesen werden konnten.

Vorbemerkung: Zur Vereinfachung wurden folgende Abkürzungen gebraucht: Bl. = Blatt; Ep. = Epidermis; H. = Hydropote; k. H. = kurze Hydropote; l. H. = lange Hydropote; N. = Nerven; O. = Ordnung; obers. = = oberseits; Sprt. = Spreite; Stl. = Stiel; subm. = submers; unters. = unterseits; Z. = Zelle.

A. Monocotyledones.

1. *Alismataceae.*[1]

Bezüglich der Nomenklatur der Alismataceen folge ich Fr. Buchenau in A. Engler, „Das Pflanzenreich. IV. 15. *Alismataceae.*“ Leipzig 1903. Nur die Bezeichnung für die Gattung *Alisma* sowie für die Standortsformen der europäischen Alismataceen entnehme ich dem Werke von H. Glück, „Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. 1. Teil. Die Lebensgeschichte der europäischen Alismataceen.“ Jena 1905.

1. a) *Alisma Plantago* Michalet. var. *latifolium* Knuth. *f. aquaticum* Glück. Stl. der „Luftbl.“: l. H. an N. an den subm. Teilen. Schwimmbl., Stl.: l. H. an N. — Sprt.:[2] l. H. an den N. 1. O.; k H. meist an N. 2. und 3. O.
   b) *A. graminifolium* Ehrh. *f. angustissimum,* Aschers. et Graebn. subm. Bandbl.: die ganze Ep. besteht aus H.-Z.
2. *Caldesia parnassifola* Parl. *f. natans* Glück Schwimmbl., Stl.: l. H. an N. — Sprt.: l. H. an den N. 1. O.; k. H. meist an N. 2. O. Blütenschaft: l. H. an subm. Teilen.
3. *Elisma natans* Buchenau.
   α) *f. sparganiifolium* Fries, subm. Bandbl.: Randh., z. T. l. H. an den mittleren N. 1. O. unters.
   β) *f. repens* Aschers. et Graebn., Schwimmbl., Stl: l. H. an N. — Sprt.: l. H. an den N. 1. O.; k. H. großenteils an N. 3. oder auch 2. O. Kelchbl.: die Z. des Randes tragen in unregelmäßiger Weise z. T. H.-Charakter.
4. *Damasonium alisma* Mill. (*D. stellatum* Pers. *apud* Glück.)
   α) *f. graminifolium* Glück, subm. Bandbl.: unregelmäßige kurze Randh.
   β) *f. natans* Glück, Schwimmbl. Stl.: l. H. an N. — Sprt.: l. H. an den N. 1. O.; k. H. meist an subepidermalen Milchsaftgängen.
5. a) *Echinodorus ranunculoides* Engelm.
   α) *f. zosterifolius* Glück, subm. Bandbl.: stellenweise unregelmäßige Randh.
   β) *f. typicus* Glück, Stl. der „Luftbl.“: l. H. an N. an den subm. Teilen.
   b) *E. humilis* Buchenau.
   c) *E. intermedius* Griseb.
   d) *E. subalatus* Griseb.
   e) *E. radicans* Engelm.
   f) *E. ellipticus* Micheli.
      f. γ. ovata Micheli.
      f. δ. minor Seubert.
   g) *E. spec. (e hort.* Henkel).

Luftbl. Sprt.: kleine k. H. an den N. 1., 2. und 3. O.

Die subm. Teile der Stl. von „Luftbl.“ tragen, soweit es beobachtet werden konnte, l. H. an N.

---

[1] Daß bei vorliegender Arbeit die Alismataceen in so besonders großer Zahl zur Untersuchung gelangten, hat seinen Grund darin, daß ich die Hydropoten gelegentlich vergleichend anatomischer Studien über die Blattstruktur der Alismataceen zum ersten Male näher kennen lernte.

[2] Die Angaben für die Spreite von Schwimmblättern beziehen sich nur auf die Unterseite derselben.

6. a) *Lophotocarpus guyanensis* Smith.
    - α) var. *lappula* Buchenau.
    - β) var. *madagascariensis* Buchenau.
    - γ) var. *typicus* Buchenau.

   b) *L. Seubertianus* Buchenau.

   Schwimmbl. Sprt.: l. H. an den N. 1. O.; k. H. größtenteils an N. 2. u. 3. O.

7. a) *Sagittaria sagittifolia* L.
    - α) *f. vallisneriifolia* Cosson et Germain, subm. Bandbl.: Randh.; unters. l. H. an N. 1. O., bei großen Bl. auch z. T. obers.
    - β) *f. natans* (Klinge), Schwimmbl. Stl.: l. H. an N. — Sprt: l. H. an d. N. 1. O.; k. H. zumeist an N. 2. und 3. O.
    - γ) *f. typica* Klinge.
        - 1) Stl. der „Luftbl.": l. H. an N. an den subm. Teilen.
        - 2) Ausläufer: l. H. meist unabhängig von N.
        - 3) Winterknolle: H., welche gewissermaßen gestauchte l. H. darstellen, meist unabhängig von N.
        - 4) Niederbl. an Ausläufern u. Knollen: l. H. an N. 1. O.
        - 5) Blütenschaft: l. H. am subm. Teile.

   b) *S. natans* Pallas.
    - α) subm. Bandbl.: Randh., unters. l. H. an N. 1. O.
    - β) Schwimmbl.: analog No. 7a, β.

   c) *S. pugioniformis* L.
    - α) subm. Bandbl. Randh., doch nur streckenweise; l. H. an peripheren N. 1. O. unters. u. in geringer Zahl auch obers.
    - β) „Luftbl." Sprt.: kleine k. H. an N. 1. 2. und 3. O.

   d) *S. graminea* Michx. var. Chapmani Smith. analog 7 c, α.

   e) *S. chilensis* Cham. et Schlecht. „Luftbl." Stl.: l. H. an N. an den subm. Teilen. Sprt.: kleine k. H. an N. 1., 2. u. 3. O.

2. *Butomaceae.*

1. *Hydrocleïs Commersoni* L. C. Rich. Schwimmbl., Stl.: l. H. an N. — Sprt.: l. H. an den N. 1. O.; k. H. meist an subepidermalen Milchsaftgängen.

3. *Potamogetonaceae.*

1. *Potamogeton natans* L. Schwimmbl. Sprt.: Die ganze unters. Ep. besteht aus H.-Z. Stl.: Die ganze Ep. mit Ausnahme eines kurzen Stückes unter der Basis der Sprt. (Gelenk) besteht aus H.-Z.

   Bei einigen subm. P.-Arten, die ich indes noch nicht genügend untersuchte, sind offenbar die ganzen Bl. von H.-Z. bedeckt.

4. *Aponogetonaceae.*

1. a) *Aponogeton ulvaceus* Bak. subm. Spreitenbl.: Stl. l. H. an N.— Sprt.: l. H. an N. 1. O. unters. u. teilweise auch obers.; k. H. meist nicht an N., unters. und in viel geringerer Zahl auch obers.

b) *A. distachyus* L. Schwimmbl. Sprt.: l. H. an N. 1. O. sicher vorhanden, doch an dem mir zur Verfügung gestandenen getrockneten Material nicht näher untersucht; k. H. meist an N. 3. und auch 2. O.

B. Dicotyledones.

1. *Ranunculaceae.*

1. a. *Ranunculus fluitans* Lam. subm. Bl.: die ganze Ep. besteht aus H.-Z.
   b) *R. aquatilis* L. subm. Bl.: die ganze Ep. besteht aus H.-Z.
   c) *R. divaricatus* Schrank. subm. Bl. Stl.: Ep. normal; Sprt.: die ganze Ep. besteht aus H.-Z.

2. *Ceratophyllaceae.*

1. *Ceratophyllum demersum* L. subm. Bl.: die ganze Ep. bis auf ein kleines Stück an der Basis besteht aus H.-Z.

3. *Onagraceae.*

1. *Trapa natans* L. Schwimmbl., Sprt.: k. H. in den Areolen. Stl.: die ganze Ep. scheint größtenteils aus H.-Z. zu bestehen.

4. *Halorrhagidaceae.*

1. *Myriophyllum spicatum* L.
   α) subm. Bl.: die ganze Ep. besteht aus H.-Z.
   β) subm. Achse: k. H. ohne Beziehung zu N.

5. *Gentianaceae.*

1. a) *Limnanthemum nymphaeoides* Lk.
   Schwimmbl. (Sprt. und Stl.) } k. H. ohne Beziehung
   Rhizom } zu N.
   b) *L. crenatum* F. Müll.? Wie 1 a.
   c) *L. Humboldtianum* Griseb.
   Schwimmbl. (Sprt. und Stl.) }
   Achse } k. H. ohne Beziehung zu N.
   Kelchblatt }
2. *Villarsia parnassifolia* R. Bv. Schwimmbl.: k H. (vgl. S. 337).

Der Vollständigkeit halber möchte ich hier noch erwähnen, daß ich Hydropoten und hydropotenartige Organe auch bei folgenden Arten aus der Klasse der Farne bezw. Lebermoose gefunden habe.

I. *Filicinae,* Unterklasse *Hydropterides.*

Familie *Salviniaceae.*

1. *Salvinia natans* Hoffm. Die Haare aller submersen Teile besitzen Hydropotencharakter.

2. *Azolla caroliniana* Willd. Das schwimmende Pflänzchen besitzt Blätter, welche aus einem schwimmenden und einem submersen Lappen bestehen. Der letztere ist in der der Achse abgekehrten Hälfte als eine Art Hydropote entwickelt.

II. *Hepaticae.*

Familie *Ricciaceae.*

1. a. *Riccia fluitans* L. (Sterile Wasserform der *R. caniculata* Hoffm.) Die ganze Epidermis des submersen Thallus besteht, abgesehen vom Vegetationspunkt, aus Hydropotenzellen.

   b. *R. natans* L. (= *Ricciocarpus natans* Corda). Der Thallus besitzt einen einschichtigen, nicht gar breiten Saum aus hydropotenartigen Zellen. Die Zellen der Ventralschuppen sind im allgemeinen ähnlich ausgebildet, zeigen aber doch einige Abweichungen von typischen Hydropotenzellen.

   In einer späteren Arbeit werde ich die hier obwaltenden Verhältnisse des näheren besprechen.

II. Wasser- und Sumpfpflanzen, bei denen keine Hydropoten nachgewiesen werden konnten.

Bei all den im Folgenden angeführten Pflanzen wurden in erster Linie diejenigen Teile auf Hydropoten untersucht, die in ständiger Berührung mit Wasser stehen. Bei Sumpfpflanzen, deren Blattspreiten in die Luft ragen, sind dies natürlich nur Rhizome und die submerse Basis der „Luftblätter".

1. *Monocotyledones.*

1. *Butomaceae: Butomus umbellatus* L.
2. *Potomogetonaceae: Zanichellia spec.*

   Die Wände einzelner Epidermiszellen waren in konz. Schwefelsäure unlöslich; anscheinend pathologische Imprägnierung!

   Einige submerse Potamogeton-Arten.
3. *Najadaceae*: *Najus maior* Roth.

   Einzelne Zellen wie bei *Zannichellia* spec.
4. *Hydrocharitaceae: Hydrocharis morsus ranae* L., *Stratiotes aloides* L., *Vallisneria spiralis* L., *Elodea canadensis* Rich. Organe, die sich schon morphologisch als Hydropoten kennzeichnen, fehlen nach Solereder überhaupt in der ganzen Familie.
5. *Juncaceae: Juncus spec.*
6. *Cyperaceae: Scirpus spec.* u. a.
7. *Typhaceae: Sparganium spec.*
8. *Lemnaceae: Lemna polyrrhiza* L.

   Zellen der unterseitigen Epidermis der Sprosse sehr klein, meist polygonal mit graden oder gebogenen Seitenrändern. Wände in der Regel ringsum gut imprägniert, ähnlich wie bei Hydropoten, doch Kutikula normal. Oberseitige Epidermis nicht imprägniert. Subepidermale Zellen meist eng aneinanderschließend, relativ weitlumig, sehr häufig auch imprägniert.

Lemna minor L.

Zellen der unterseitigen Epidermis mit ziemlich stark undulierten Seitenrändern. Keine Imprägnierung.

Wolffia arrhiza Wimmer. Keine Imprägnierung!

2. *Dicotyledones.*

1. *Polygonaceae: Polygonum amphibium* L.
2. *Ranunculaceae: Ranunculus Lingua* L.
3. *Nymphaeaceae: Nymphaea alba* L. und andere Arten; *Nuphar spec.; Cabomba spec.*, zerschlitzte submerse Blätter.
   Hydropotenähnliche Organe scheinen in der ganzen Familie zu fehlen.
4. *Cruciferae: Subularia aquatica* L.
5. *Droseraceae: Aldrovandia vesiculosa.*
6. *Callitrichaceae: Callitriche verna* L.
7. *Rosaceae: Comarum palustre* L.
8. *Halorrhagidaceae: Hippuris vulgaris* L., *Myriophyllum verticillatum* L.
9. *Umbelliferae: Hydrocotyle vulgaris* L., *Oenanthe aquatica* Lam.
10. *Primulaceae: Hottonia palustris* L., *Lysimachia vulgaris* L.
11. *Utriculariaceae: Utricularia spec.*
12. *Labiatae: Lycopus, spec., Mentha spec., Scutellaria spec.*
13. *Gentianaceae: Menyanthes trifoliata* L.

III. Allgemeine Verbreitung von Imprägnierungssubstanzen, welche mit derjenigen der Hydropoten der Angiospermen identisch zu sein scheinen, ausserhalb der genannten Organe.

Schon mehrmals wurde im Vorausgehenden darauf hingewiesen, daß ich derartige Imprägnierungssubstanzen auch außerhalb der Hydropoten der Angiospermen teilweise in beträchtlicher Menge gefunden habe. Es sollen nun diese Fälle hier noch kurz angeführt werden.

Vor allem traf ich gute Imprägnierung der Zellwände bei den Hydropoten und hydropotenartigen Organen der Wasserfarne und Lebermoose, welche ich in vorliegender Arbeit noch nicht des näheren besprochen habe, nämlich bei *Salvinia natans* und *Azolla caroliniana* sowie bei *Riccia fluitans* und *R. natans.* (Vgl. S. 367 und 368.)

Ferner findet sich leichte Imprägnierung in den regulären Epidermiszellen der Blätter mehrerer Alismataceen, so bei den submersen Bandblättern von *Elisma natans, Sagittaria graminea* var. *Chapmani* und *S. pugioniformis*, am Schwimmblatt von *Elisma natans,* an den Luftblättern von *Sagittaria graminea* var. *Chapmani* und *S. pugioniformis* sowie von *Echinodorus subalatus* (Hort. bot. Monac.), *E. grandiflorus* var. *floribundus* Micheli (Hort. bot. Monac., 1855) und *E. spec.* aus der Gärtnerei Henkel-Darmstadt (vgl. S. 319). Die Imprägnierung erstreckt sich hier in der Regel in ziemlich gleicher Weise auf die Unterseite wie auch auf die Oberseite des Blattes und hat ihren Platz in erster Linie in einer inneren Schicht der Außenwände und in dem äußeren Teile der Seitenwände; an den stärkeren Nerven dringt sie indes tiefer nach einwärts, stellenweise sogar bis in die zweitinnere subepidermale Schicht. Sehr auffallend ist, daß ich bei den angeführten, in den Tropen heimischen Echinodorusarten regelmäßige Imprägnierung fast nur an solchen Individuen fand, die in unsern botanischen Gärten gezogen wurden, während die am natürlichen Standorte gesammelten Pflanzen der Herbarien teilweise nur eine schlecht oder gar nicht imprägnierte Epidermis aufwiesen. Übrigens erleidet die Verteilung der Imprägnierungssubstanz auch bei den einzelnen sonst sehr gut imprägnierten Blättern stellenweise größere oder kleinere Unregelmäßigkeiten.

An den blattartigen schwimmenden Sprossen von *Lemna polyrrhiza* sind zumeist die Wände aller unterseitigen Epidermiszellen, sehr häufig auch jene der subepidermalen Schicht gut imprägniert, ohne daß Hydropoten-Bildung vorliegen würde. (Vgl. S. 368.)

Neigung zur Imprägnierung regulärer Epidermiszellen an der Unterseite von Schwimmblättern zeigen auch *Limnanthemum nymphaeoides* und in höherem Maße die unter dem Namen *L. crenatum* F. Müll. im botanischen Garten zu München gezüchtete Art, freilich kommt es hier wohl nie oder nur selten zu einer gleichmäßigen Infiltrierung der ganzen Epidermis.

Auch Emergenzen der Epidermis, welche kaum befähigt sind, nennenswerte Flüssigkeitsmengen von außen her einzusaugen, enthalten oft beträchtliche Mengen obiger Imprägnierungsstoffe, so die dickwandigen Haare an der Schwimmblattunterseite von *Trapa natans*, die Haare an der Schwimmblattoberseite von *Salvinia natans*, die Papillen an der Oberseite des schwimmenden Blattteiles von *Azolla caroliniana* u. a.

Im Innern des Blattes beobachtete ich Imprägnierung mit ebensolchen Substanzen, vor allem in den Zellwänden der Gefäßbündelscheiden vieler Alismataceen, so von *Caldesia parnassifolia, Alisma Plantago, A. graminifolium f. angustissimum, Damasonium alisma,* bei zahlreichen Echinodorusarten, bei *Sagittaria sagittifolia* u. a., sowie ferner bei *Hydrocleïs Commersoni* und schließlich ebenso bei den Wasserranunkeln; freilich ist auch in all diesen Fällen die Imprägnierung nicht überall gleich regelmäßig. Bei *Trapa natans* und bei *Limnanthemum nymphaeoides* sind besonders die äußeren Tangentialwände und die Radialwände der Gefäßbündelscheiden in der nämlichen Weise imprägniert; bei der letztgenannten Art treten außerdem noch Casprysche Punkte in den Scheiden auf.

Innerhalb der Gefäßbündelscheide erwiesen sich bei *Echinodorus spec.* (Henkel, Darmstadt) alle Faserzellen, die in diesem Falle kein Lignin enthielten, sowie alle einfachen Parenchymzellen des Bündels als ganz leicht imprägniert. Besonders viel derartige Substanz enthielten im Bereich dieses Gefäßbündels die Wände von Parenchymzellen, soweit dieselben an einen großen

Luftgang grenzten. Ähnliches beobachtete ich auch bei den anderen Alismataceen.

An der Winterknolle von *Sagittaria sagittifolia* ist, wie schon bei Besprechung der Hydropoten derselben angegeben wurde, die ganze reguläre Epidermis und meist auch die subepidermale Schicht imprägniert.

In der Achse von *Trapa natans* ist dasselbe nach Verlust der Kutikula stets in den beiden Zellschichten der Fall, die sich jeweils zu äußerst im Rindengewebe befinden. Wahrscheinlich gehört hierher auch die Substanz, die nach A. Meyer (Archiv der Pharmazie, XX, 1882, S. 81) in der „Metadermis" der Rhizome von *Veratrum album* und *V. nigrum* die Zellwände infiltriert.

Auch in Wurzeln habe ich die obigen Imprägnierungssubstanzen angetroffen, so in der Epidermis der Wurzeln von *Sagittaria sagittifolia*, in der Epidermis der Schlamm- und Wasserwurzeln von *Trapa natans*, bei den letztgenannten Wurzeln überdies auch in der subepidermalen Schicht. K. Krämer fand ferner die Zellwände der Epidermis an den Wurzeln von *Calla palustris*, *Asparagus Sprengeri*, *Ananassa macrodontes* von „Stoffen unbekannter Natur" infiltriert und erhielt für dieselben mit Chlorzinkjod, konz. Chromsäure, konz. Schwefelsäure, Eau de Javelle, Sudan und Phlorogluzin im allgemeinen die nämlichen Reaktionen, wie ich für die Imprägnierungssubstanz der Hydropoten (K. Krämer, Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel, Bibl. bot., 59, 1903). Es scheint, daß diese Stoffe in der Epidermis von Wurzeln noch eine viel größere Verbreitung besitzen.

Die Reaktion, die ich jedesmal bei der Prüfung auf die in Rede stehenden Stoffe machte, sind jene mit konz. Schwefelsäure, mit Eau de Javelle, mit Phlorogluzin und Salzsäure, mit Sudan III und mit Fuchsin. Immer verhielten sich diese Stoffe genau so wie die Imprägnierungssubstanz der Hydropoten.

In all den oben angegebenen Fällen dürften die Imprägnierungstoffe wohl hauptsächlich entweder zur mechanischen Festigung der Zellwände oder zur Verminderung der Permeabilität, oder analog der Hydropoten zu beiden Zwecken dienen. Indes werden über die genannten Substanzen, ihre chemischen Eigenschaften, ihre Verbreitung und ihre physiologische Bedeutung noch sehr zahlreiche Untersuchungen gemacht werden müssen, ehe es möglich ist, darüber ein klares Bild zu geben.

1 9 JUIN. 1915

Beihefte
zum
Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben
von
Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm
in Berlin.

Band XXXII.
Erste Abteilung:
Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 3.

1915
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Ausgegeben am 5. Oktober 1915.

Inhalt.

	Seite
Rohrer, Experimentelle Untersuchungen über die Entwickelung hypertropher und verzwergter Primärblätter und Kotyledonen	373—430
Lechner, Anatomische Untersuchungen über die Gattungen *Actinidia, Saurauia, Clethra* und *Clematoclethra* mit besonderer Berücksichtigung ihrer Stellung im System	431—467
Potonié, Über die Diathermie einiger Carbon-„Farne". Mit 1 Tafel und 5 Abbildungen im Text . . .	468—475

Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte. Preis des Bandes M. 16.—.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Geh. Regierungsrat Professor Dr. O. Uhlworm, Berlin W., Hohenzollerndamm 4, mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt" erbeten.

Experimentelle Untersuchungen über die Entwickelung hypertropher und verzwergter Primärblätter und Kotyledonen.

Von

Georg Rohrer, Mannheim.

Einleitung.

Der Zweck der vorliegenden Arbeit war, zu untersuchen, wie sich die Kotyledonen und Primärblätter auf verschiedenen Stadien der Entwicklung durch Operation und äußere Eingriffe in ihrer Morphologie und Anatomie beeinflussen lassen.

Dazu behandelte ich Keimlinge von verschiedenen Pflanzenarten auf folgende Weise:

1. Mehrere Exemplare ließ ich normal wachsen.

2. Bei einer zweiten Gruppe von Exemplaren wurden, sobald sie keimten, nach und nach immer mehr Blätter entfernt. Zuerst wurden nur die Kotyledonen entfernt und darauf das Exemplar ruhig sich selbst überlassen. Bei einigen wurden nun auch das nächste Blatt bezw. Blattpaar entfernt, sobald das darauffolgende Blatt sich eben zu entwickeln begann. Auch von diesen Exemplaren ließ ich einige dann ungestört weiter wachsen. Einigen anderen nahm ich auch noch das nunmehr unterste (dritte) Blatt, als das nächstfolgende sich eben entwickelte.

Meist wurden die Blätter gleich völlig entfernt. Eine vorausgehende Versuchsreihe hatte aber gezeigt, daß das nicht alle untersuchten Arten vertragen. Daher wurden bei einigen Exemplaren die Blätter anfangs nur teilweise weggeschnitten (Genaueres darüber in der Einzeldarstellung). Dadurch wurde den auf die entfernten Blätter folgenden Blättern in steigendem Maße die Stoffe entzogen, die ihnen sonst von den nunmehr entfernten Blättern geliefert worden wären. So erhielt ich Pflanzen von immer stärkerer Zwerghaftigkeit: „Zwergpflanzen“.

Die aufeinander folgenden Blätter einer Pflanze habe ich als erstes, zweites, drittes und viertes Blatt bezw. Blattpaar bezeichnet. Der Kotyledo gilt dabei als erstes Blatt. Bei den Zwergpflanzen sind die Blätter jeweils mit der Zahl bezeichnet, die ihnen an der normalen Pflanze zugekommen wäre. Blätter mit der gleichen Ordnungszahl nenne ich „entsprechende Blätter“.

Die Entwicklung der normalen Blätter und der Zwergblätter wurde dann noch durch folgende Eingriffe abgeändert:

3. Normale Pflanzen wurden über irgend einem der vier ersten Blätter geköpft. Dies geschah einmal, als das unter der Stelle der Dekapitierung stehende Blatt noch wenig entwickelt war, ein andermal, als dieses Blatt schon ausgewachsen war. Darauf wurden alle übrigen Blätter entfernt und sorgfältig darauf geachtet, daß die Achselknospen nirgends austrieben. Dadurch wurde das nun restierende Blatt zu hypertrophem Wachstum veranlaßt. Die auf diese Weise gewonnenen Blätter habe ich als „früh-“ bezw. „spät-hypertrophierte Blätter“, erstere auch als „Riesenblätter“ bezeichnet.

4. Auf die gleiche Weise wurden auch eine Zahl von Zwergpflanzen behandelt. Meist wurden diese Pflanzen dann über dem nunmehr untersten Blatt geköpft. Diese Blätter nenne ich „früh-“ bezw. „spät-hypertrophierte Zwergblätter“.

In einigen Fällen verfuhr ich etwas abweichend von dieser Darstellung, was ich allemal an Ort und Stelle in den Einzeluntersuchungen angegeben habe.

Die Versuche wurden im pflanzenphysiologischen Institut der Universität Göttingen angestellt, und zwar auf der Plattform des Hauses; teils ständig im Freien oder im Gewächshaus, teils anfangs im Freien und darauf gegen Ende der Versuchsreihe im Gewächshaus. Zu letzterem war ich gezwungen, weil sonst bei dem kühlen und regnerischen Wetter der Versuchsperiode (Sommer 1913) ein Teil der Versuche nicht hätte zu Ende geführt werden können.

Das Wetter war während der ganzen Zeit sehr unbeständig, kühl und regnerisch. Hier kurz dessen Verlauf: 1.–23. April unter 15° C., vom 23.—30. April relativ warm, 15°—20°, sonnig. 1.—9. Mai kühl und feucht, 10.—17. Mai warm und sonnig, 17.—24. Mai kühl und zeitweise sonnig, 25. Mai bis 4. Juni warm und sonnig, dann bis 8. August meist kühl und feucht. August tagsüber sonnig und warm, nachts kühl. September anfangs kühl und feucht, vom 12. September ab wärmer und trocken. Im Gewächshaus herrschte bei andauernd regnerischem kühlen Wetter die Außentemperatur. Schien die Sonne auch nur kurze Zeit, so war bis zum Abend gegen 20° Wärme zu verzeichnen. Bei längerem Sonnenschein, wie im Mai und August, stieg das Thermometer bis auf 25° und 30° und sank im Mai auch während der Nacht nicht unter 18° herab. Im August aber ging es nachts bis auf 12° zurück.

Die Pflanzen wurden konserviert, als ihre vierten Blätter ausgewachsen waren, bezw. wenn die hypertrophen Blätter Anzeichen des Absterbens zeigten. Alles Material wurde unter der Luftpumpe mit Kaliumbichromat injiziert und dann in schwacher Formalinlösung aufbewahrt. Zur mikroskopischen Untersuchung wurden Quer- und Flächenschnitte von der Mitte der Blattfläche und in einiger Entfernung vom Hauptnerv hergestellt.

Zum Verständnis der beigegebenen Tabellen diene Folgendes: Die erste senkrechte Reihe gibt die Nummer der Exemplare und Blätter entsprechend den Einzeluntersuchungen, die zweite Reihe Länge und (+) größte Breite der Blätter, die dritte Reihe deren Dicke in Teilstrichen, die vierte Reihe die Höhe des Palisadengewebes und seiner Zellreihen, die fünfte Reihe die Höhe des Schwammparenchyms. Die Reihen 6—9 geben die Verhältnisse, die an den Flächenschnitten der oberen und unteren Epidermis zu beobachten waren. Die Reihen 6 und 7 enthalten die Zahl der Epidermiszellen und (+) Spaltöffnungen im gleichen Gesichtsfeld, Reihe 8 die Palisadenzahl, Reihe 9 deren größten Durchmesser. Je nach der Größe der Zellelemente wurden verschiedene Vergrößerungen angewandt, bei jeder Art bezw. Reihe aber immer nur ein und dieselbe. Ein diesbezüglicher Vermerk findet sich jeweils am Fuße der Tabellen. Bei den Flächenschnitten hat das

Gesichtsfeld A $= (275\ \mu)^2$
„ B $= (138\ \mu)^2$

Bei den Längenmaßen beträgt ein Teilstrich bei

Vergrößerung I $= 11\ \mu$
„ II $= 3\ \mu$
„ III $= 2{,}25\ \mu$
„ IV $= 1{,}8\ \mu$

Die letzte Reihe der Tabelle deutet bei den hypertrophen Blättern kurz an, von welchen normalen bezw. Zwergblättern ausgehend und in welchem Entwicklungsstadium die Blätter zu hypertrophem Wachstum veranlaßt wurden.

Versuche nach ähnlicher Richtung liegen nur wenige vor und diese erstrecken sich nur auf die Verhältnisse der normalen Blätter und der Riesenblätter. Zu erwähnen sind folgende Arbeiten:

Voechting, Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. 1908.

Mathuse, Über abnormales, sekundäres Wachstum von Laubblättern, insbesondere von Blattstecklingen dikotyler Pflanzen. Diss. Berlin 1906.

Schulte, Über die Wirkung der Ringelung an Blättern. Diss. Göttingen 1912.

Schröder, Zur experimentellen Anatomie von *Helianthus annuus*. Diss. Göttingen 1912.

Daniel, Zur Kenntnis der Riesen und Zwergblätter. Diss. Göttingen 1914.

Dose, Beiträge zur Anatomie der Kotyledonen und Primärblätter. Diss. Göttingen 1914.

Die Ergebnisse dieser Arbeiten sollen im Anschluß an die Resultate meiner eigenen Untersuchungen später besprochen werden.

Verzeichnis der Abkürzungen.

ausgew. = ausgewachsen
Bl. = Blatt
Blr. = Blätter
Cons. = Conservieren
cons. = conserviert
Diff. = Differenz
Ep. = Epidermis
Ep.-Zn. = Epidermiszellen
Gwb. = Gewebe
gew. = gewellt
Flsch. = Flächenschnitt
Gsf. = Gesichtsfeld
hyp. = hypertroph
hyprt. = hypertrophiert
Int. = Internodium
Kot. = Kotyledo
op. = operiert
norm. = normal
ob. = obere
Ob. Ep. = Obere Epidermis
Pal. = Palisaden
P.-Gwb. = Palisadengewebe
P.-Zn. = Palisadenzellen
Rbl. = Riesenblatt
Sch. = Schicht
Spr. = Spreite
Schwp. = Schwammparenchym
unausgew. = unausgewachsen
unt. = untere
Z. = Zelle
Zn. = Zellen
Zwd. = Zellwand
Zwbl. = Zwergblatt
Zw.-Pfl. = Zwergpflanze

Einzeluntersuchungen.

Cucurbita Pepo.

Völliges Entfernen beider Kot. gleich nach dem Keimen ertrugen die Pfl. nicht. Es wurden daher die Kot. anfangs nur bis auf $^1/_3$ des einen Kot. entfernt. Erst als die Blr. etwas weiter entwickelt waren, wurde auch dieser Rest weggenommen. Trotzdem trat noch bei einigen Zw.-Pfl. Chlorose und zeitweiliger Stillstand des Wachstums ein, Erscheinungen, die nach einigen Tagen, besonders nach Zusatz von Nährsalz verschwanden. Die Pflanzen wurden dauernd im Gewächshaus gehalten und in angemessenen Zwischenräumen gedüngt. Die Witterung war während der beiden Versuchsreihen — Exemplar I—VI entwickelten sich vom 30. Mai bis 15. Juli, Exemplar VII—XIV vom 6. Juli bis 15. September — sehr schwankend.

I. Exemplar, normale Pflanze (cons. 12. VII. 13). 1. Bl. (Kot). Größe: 8,0 : 4,5 cm, d. h. die Spreite war 8 cm lang und an der breitesten Stelle 4,5 cm breit. Breiteste Stelle gegen die Spitze hin gelegen. Spr. umgekehrt eiförmig, in den kurzen Stiel übergehend. Kot. meist garnicht oder doch nur wenig gekrümmt. Eine schwache Einrollung der Spr. ging, wenn überhaupt vorhanden, im Laufe des Wachstums wieder zurück (s. hyp. Kot.). — 2. Bl. Größe: 10,5 : 17,0 cm. Herz- bis nierenförmig, Rand mehrfach eingebuchtet und flach gezähnt, oberseits und unterseits grau behaart, hell gelbgrün. — 3. Bl. Größe: 14,5 : 21,0 cm. Form wie beim 2. Bl., oberseits schmutzig braungrün, unterseits dunkelgrün. Sonst wie Bl. 2. — 4. Bl. entwickelte sich im Gegensatz zu den übrigen Blr. völlig während der feuchten und kühlen Tage. Größe; 14,0 : 19,0 cm, sonst wie Bl. 3.

Die Blr. werden von Bl. 1—4 immer dünner; der Kot. ist $2^1/_2$ mal so dick als das 2. Bl. — Das Schwp. beteiligt sich weit mehr an der Abnahme der Dicke als das P.-Gwb. Es ist beim 2. Bl. nur noch $^1/_4$ so hoch, beim 4. Bl. nur noch $^1/_8$ so hoch als beim Kot., während die Höhe des P.-Gwb. sich nur um etwa die Hälfte vermindert.

Das Gewebe wird allgemein von Bl. 1—4 kleinzelliger. Nur vom Kot. zum 2. Bl. werden die Epidermiszellen größer. Außerdem wird das Gwb. von Bl. 1—4 auch praller und dichter. (Unter der Dichte des Gwb. verstehe ich immer das Verhältnis der Größe der Interzellularen zur Größe der Zellen des Gewebes. Es kann also das Gwb. dichter werden, ohne daß sich die Zahl der Zellen im gleichen Raume vermehrt, wenn sich nur die Zellen vergrößern.)

Die Ep. wird von Bl. 1 auf Bl. 2 großzelliger, ihre Zwde. etwas stärker gewellt. Von Bl. 2—4 werden ihre Zellen wieder kleiner. Die Wellung der Zwd. wird immer geringer und fehlt bei Bl. 4 ganz. Von einer kollenchymatischen Wandverdickung, wie sie bei den hyp. Blr. auftritt, ist noch nichts zu bemerken.

Das P.-Gwb. hat beim Kot. 2—4 Reihen, deren unterste eine Übergangsschicht zum Schwp. darstellt. Bei Bl. 2—4 sind nur 2 Reihen vorhanden, von denen die untere sich mehr und mehr verkürzt, während die obere gleich lang bleibt. Zugleich werden die P.-Zn. von Bl. 1—4 immer schmaler und dichter aneinander gereiht. Beim Kot. und beim 3. Bl. ist die ob. Reihe blasser grün gefärbt, als das übrige Gwb.

Schwp. beim Kot. 9—12 Sch., bei den übrigen Blr. 3—4 Sch. Sein Gwb. ist kleinzelliger, praller und dichter. Die Zn. runden sich ab, womit die Verzweigung verschwindet.

II. Exemplar (cons. 15. VII. 13). Der eine Kot. wurde gleich nach dem Keimen entfernt. 1. Bl. (Kot.) Größe: 9,5 : 5,3 cm. Form und Farbe wie bei I, 1. — 2. Bl. Größe: 7,5 : 9,5 cm. Stumpf herzförmig. — 3. Bl. Größe: 9,0 : 14,0 cm. Form wie bei Bl. 2. Oberseits schmutzig graugrün, unterseits dunkelgrün. — 4. Bl. Größe: 10,0 : 16,0 cm. Form und Farbe wie bei Bl. 3.

Die Blr. werden von Bl. 1—4 dünner. Das Gwb. wird von Bl. 1—4 allgemein kleinzelliger. Ep.-Zn. bei Bl. 1 u. 2 gleich groß. Außerdem wird es praller, grüner und dichter, nur von Bl. 2 auf 3 etwas lockerer. Die Wellung der Ep.-Zwde. nimmt von Bl. 1—4 ab. Das Palisadengewebe wird niedriger, seine Zn. schmaler. Das Schwp. wird ebenfalls niedriger und dichter. Exempl. II unterscheidet sich von Exempl. I hauptsächlich dadurch, daß es kleinere Blr. hat, daß sein Kot. größer und dicker ist und daß die Zellen bei diesem und beim 4. Bl. größer sind.

III. Exemplar, Pflanze ohne Kotyledonen (cons. 15. VII. 13). Die Kot. wurden anfangs bis auf $^1/_3$ des einen Kot. entfernt. Als das 2. Bl. etwas herangewachsen war, wurde auch der Rest entfernt. Dann konnte sich die Pflanze ruhig weiter entwickeln. Der Stengel der Pfl. ist dünner; die Int. und Blattstiele, insbesondere die der unt. Blr. sind kürzer. — 2. Bl. Größe: 4,5 : 6,7 cm. Farbe nach dem Cons. hellgelb. Das Bl. war, nachdem der Kot. völlig entfernt war, vorübergehend etwas chlorotisch geworden. — 3. Bl. Größe: 5,5 : 8,0 cm. Gelbbraun, schwach grünlich, unterseits etwas blasser. — 4. Bl. Größe: 7,3 : 10,5 cm. Dunkler grün als Bl. 3.

Die Blätter werden von Bl. 2—4 dünner. Die Differenzen sind aber nicht ganz so groß wie bei Exempl. II. Nur die Pal. und Ep. werden etwas niedriger.

Das Gewebe, insbesondere die unt. Pal.-Reihe wird kleinzelliger, praller und protoplasmareicher, von Bl. 2—3 auch etwas lockerer und dann wieder dichter. Die Unterschiede der Zellgröße sind aber viel geringer als beim II. Exempl. Die Zwde. der Ep. werden von Bl. 2—4 welliger. (!) Die Pal. werden kaum kürzer, wohl aber schmaler. Bei Bl. 3 ist die ob. Reihe blasser grün als das übrige Gwb. Schwp. überall gleich hoch.

IV. Exemplar, Pflanze ohne Kotyledonen und 2. Blätter (cons. 15. VII. 13). Anfangs behandelt wie Exempl. III. Um aber das Auftreten der Chlorose zu vermeiden, wurde besonders gut gedüngt und der Rest des 2. Bl. erst dann entfernt, als das 3. Bl. schon etwas weiter entwickelt war. Die Pfl. ist abermals weniger kräftig als das vorhergehende Exempl., ihre Int. und Blattstiele kürzer und dünner. — 3. Bl. Größe: 6,0 : 9,0 cm. Farbe nach dem Kons. hell braungrün. — 4. Bl. Größe: 6,5 : 9,5 cm; sonst wie Bl. 3.

Bl. 4 dünner als Bl. 3, beide aber dicker als die entsprechenden Blätter des III. Exempl. Das P.-Gwb. nimmt stärker ab als das Schwp. Die Ep.-Zn. sind fast gleich groß, bei Bl. 4 etwas stärker gewellt. Pal. bei Bl. 4 kürzer aber breiter, praller, grüner und etwas lockerer. Schwp. praller und regelmäßiger gelagert, kaum niedriger.

V. Exemplar, Pflanze ohne Kotyledonen und 2. und 3. Blätter (cons. 15. VII. 13.) Blr. allmählich entfernt. — 4. Bl. Größe: 6,5 : 7,5 cm. Etwas schwächer behaart als IV, 4. (Anatomie s. Vergleich der 4. Blr. untereinander.)

VI. Exemplar, früh hypertrophierter Kotyledo (cons. 10. VII. 13). Gleich nach dem Keimen wurde die Plumula entfernt, desgleichen der andere Kot. — Größe: 14,0 : 7,5 cm. Dunkler grün, dicker und derber als der norm. Kot.

Bei einer großen Zahl ebenso behandelter Kotyledonen rollte sich das Bl. nach der Op. in der Längsachse ein. Einer bog sich auch über die Wundstelle hinüber, sodaß seine Unterseite nach oben zu liegen kam. Nach einigen Tagen kehrte er wieder in die norm. Lage zurück. Die Einrollung war besonders stark in der Mitte des Kot. und trat hauptsächlich dann auf, wenn schon vor der Operation eine Tendenz dazu vorhanden war. Die unt. Ep. sprang vielfach in kurzen Längsrissen auf. (Anatomie s. Vergl. d. Kot. untereinander.)

VII. Exemplar, Pflanzen mit hypertrophen Kotyledonen und 2. Blatt (cons. 3. IX. 13). Als das 2. Bl. noch wenig entwickelt war, wurde die Pfl. über diesem geköpft. Die Kot. blieben erhalten. — 1. Bl. (Kot.) Die Kot. waren zur Zeit der Op. halb ausgewachsen. Größe: 10,0 : 5,7 cm. Dicker, derber und dunkler grün als bei Exempl. I. — 2. Bl. (Riesenblatt). Größe: 20,0 : 23,0 cm. Etwas länglicher, dunkler grün, derber und dicker als Bl. I, 2. Blattspreite zwischen den Nerven schwach nach oben gewölbt, grober aber nicht dichter behaart. Blattsiel länger und dicker. — Als das 2. Bl. ausgewachsen war und anfing dunkler grün zu werden, wurde auch der Stengel und schließlich auch der Blattstiel von unten herauf allmählich dicker, fester und dunkler grün (Anatomie s. beim Vergl. d. Kot. und 2. Blr.).

VIII. Exemplar, Pflanze mit hypertrophen Kotyledonen und 3. Blatt (cons. 4. IX. 13). Die Pfl. wuchs anfangs normal.

Als das 3. Bl. noch wenig entwickelt war, wurde das 2. Bl. völlig entfernt und die Pfl. über dem 3. Bl geköpft. Die Kot. blieben erhalten. Nur das 3. Bl. wurde untersucht. — 3. Bl. (Riesenblatt). Größe: 21,0 : 23,0 cm. Sonst wie VII, 2.

IX. Exemplar, Pflanze mit hypertrophem Kotyledo und 4. Blatt (cons. 4. IX. 13). Die Pfl. wuchs anfangs norm. Als das 4. Bl. noch wenig enwickelt war, wurde das 2. u. 3. Bl. entfernt und die Pfl. über dem 4. Bl. geköpft. Die Kot. blieben erhalten. — 1. Bl. (Kot.). Zur Zeit der Op. schon völlig ausgewachsen. Größe: 10,0 : 5,0 cm. Dicker, derber und grüner als I, 1. — 4. Bl. (Riesenblatt). Größe: 23,0 : 25,0 cm, sonst wie VIII, 3).

X. Exemplar, spät hypertrophiertes 2. Zwergblatt (cons. 7. IX. 13). Pfl. anfangs behandelt wie Exempl. II. Als das 2. Zwergbl. ausgewachsen war, wurde die Pfl. über diesem geköpft. Größe: 13,0 : 13,0 cm. Etwas länglicher und vor allem größer als III, 2. Sonst den Riesenblättern ähnlich.

XI. Exemplar, früh hypertrophiertes 3. Zwergblatt (cons. 7. IX. 13). Pfl. anfangs behandelt wie Exempl. IV. Als das Zwergblatt noch wenig entwickelt war, wurde die Pfl. über diesem geköpft. Größe: 16,0 : 20,0 cm. Blattstiel länger als bei IV, 3. Sonst wie X, 2.

XII. Exemplar, spät hypertrophierte, anfangs normale 2. u. 3. Blätter (cons. 8. IX. 13). Die Pfl. wuchs anfangs norm. Als das 3. Bl. ausgewachsen war, wurde sie über diesem geköpft und die Kot. entfernt. — 2. Bl. Größe: 17,0 : 17,0 cm. — 3. Bl. Größe: 18,5 : 19,0 cm. Beide Blr. sind größer, dicker, derber und dunkler grün als die norm. Blr., ferner sind sie länglicher, eine Erscheinung, die sich bei allen spät hyprt. Blättern konstatieren läßt.

Vergleich der Kotyledonen untereinander.

Die fünf untersuchten Kot. wurden in verschiedener Weise und in verschiedenem Entwicklungsstadium von der Op. betroffen. I, II u. IV sofort nach dem Auskeimen, VII in halb ausgewachsenem und IX in völlig ausgewachsenem Zustand. Während sich über VI nach der Op. sonst keine Blätter mehr befanden, entwickelten sich solche bei den übrigen noch in mehr oder minder großer Zahl.

Die Form ist bei allen Kot. gleich. VI—IX sind dunkler grün als I und II. Bei den hyp. Kot. ist die Oberfläche rauher und grober behaart. II ist nur wenig größer als I. Auch die spät-hyprt. Kot. sind nur wenig größer geworden. Der früh hyprt. Kot. (Exempl. VI) ist mehr als doppelt so groß wie der norm. Sehen wir von VI ab, so sind die Kot. um so dicker, je später sie von der Op. betroffen wurden. II ist um die Hälfte dicker als I, VII und IX doppelt so dick. VI ist von allen am dicksten und etwa 2½ mal so dick als der Kot. der norm. Pflanze. Das Schwp. schwillt stärker an als das P.-Gwb.

Die Ep. werden im gleichen Verhältnis dicker wie die Blr.; zugleich werden sie auch großzelliger. Ob. und unt. Ep.-Zn. sind meist gleich groß. Bei VI jedoch hat die ob. Ep. fast doppelt so große Zn. als die unt. Sehen wir davon ab, so haben VI und VII doppelt so große Zn. wie der norm. Kot., II und IX halten sich etwa in der Mitte zwischen beiden. Die Zellwände der hyp. Kot. sind stärker gewellt. Bei VII, IX und besonders bei VI treten eigenartige kollenchymatische, rosenkranz- oder sägeförmige Wandverdickungen auf. Am stärksten sind diese Verdickungen da, wo mehrere Zn. aneinander grenzen. Bei VI sind auch die Wände der Schließzellen der Spaltöffnungen verdickt.

Die einzelnen Reihen des P.-Gwb. sind etwas ineinander geschoben. Im Flsch. aber erscheint das P.-Gwb der hyp. Kot. lockerer, praller, protoplasmareicher und grüner, die Chlorophyllkörner größer. Bezüglich der Breite verhalten sich die P.-Zn. ähnlich wie die Ep.-Zn. Ihre Zwde. sind dicker als beim norm. Kot. Die ob. Palisadenreihe ist immer blasser grün als das übrige Gwb.

Vergleich der 2. Blätter untereinander.

Vergleich der Blätter I, 2—III, 2. Die Blr. werden von I—III kleiner und dünner. III, 2 ist nur $^1/_4$ so groß wie I, 2. Nur das Schwp. nimmt ab. Das Gwb. wird von I, 2—III, 2 kleinzelliger, dichter, weniger prall und grün. — Ep.-Zn. bei I, 2 und II, 2 gleich groß, bei III, 2 kleiner. Die Wellung der Zellwände nimmt von I, 2—III, 2 ab. Unt. P.-Reihe bei II etwas kürzer.

Vergleich von VII, 2 und XII, 2 mit I, 2. Hier soll auch der Vergleich der 3. u. 4. Riesenblätter (VIII, 3 und IX, 4) und des spät-hyprt. Bl. XII, 3 mit den entsprechenden Blr. der norm. Pfl. angeschlossen werden. — Die hyp. Blr. sind sämtlich größer und dicker als die entsprechenden norm Blr.; die spät hyprt. Blr. allemal in geringerem Maße als die früh hyprt. Das spät hyprt. 2. Bl. aber ist dicker als das früh hyprt. Vom 2.—4. Riesenblätt wird der Unterschied der Blattdicke bei den entsprechenden Blr. immer größer. So ist Bl. VII, 2 nur etwa um $^1/_4$ dicker als I, 2, Bl. IX, 4 dagegen über doppelt so dick als Bl. I, 4.

Ähnlich verhält es sich auch mit der Größe der Gwb.-Elemente. — Die Ep.-Zn. sind bei Bl. VII, 2 und I, 2 etwa gleich groß, bei Bl. VIII, 3 etwa doppelt so groß als bei Bl. I, 3, bei Blatt IX, 4 sogar über viermal so groß als bei Bl. I, 4. — Das Schwp. schwillt vom 2.—4. Bl. zunehmend stärker an; das P.-Gwb. beim 4. Bl. ebenfalls stärker als beim 2. und 3. Bl. — Die Ep.-Zn. sind bei den hyp. Blr. dickwandiger, welliger, die Zwde. kollenchymatisch verdickt. — P.-Gwb. bei VII, 2 etwas dichter als bei I, 2, bei VIII, 3 und IX, 4 hingegen etwas lockerer als bei den entsprechenden norm. Blr. — Das Schwp. der hyp. Blr. ist stärker verzweigt, lockerer und praller. — Die spät hyprt. Blr. verhalten sich im allgemeinen ähnlich, bei Bl. XII, 3 haben sich die Gewebeelemente etwas stärker vergrößert als bei XII, 2. —

Vergleich der hypertrophen Zwergblätter mit den nicht hypertrophen Zwergblättern und den übrigen Blättern. Hier sei ebenfalls gleich Bl. XI, 3 angeschlossen. Dieses ist etwas stärker in die Fläche gewachsen als das spät hyprt. Zwergblatt, letzteres dagegen ist zweimal dicker geworden als ersteres. — Das Schwp. hat bei X, 2 stärker an Höhe zugenommen. — Ähnlich wie die Blattflächen verhalten sich auch die Ep.-Zn. Diese sind bei beiden etwa doppelt so groß als bei entsprechenden nicht hyprt. Zwergblättern und zugleich etwa ebenso groß bezw. größer als bei den entsprechenden Riesenblättern. Letzteres ist besonders bemerkenswert, da ja die hyp. Zwergblr. kleiner sind als die Riesenblr. Im übrigen verhalten sich die hyp. Zwergblr. gegenüber den nicht hyp. Zwergblr. ähnlich wie die Riesenblr. gegenüber den norm. Blr.

Vergleich der 3. Blätter untereinander.

(Bezüglich der hyp. Blr. s. Vergl. d. 2. Blr. untereinander.) Die Blr. werden von I—IV kleiner und anfänglich auch dünner, von III—IV aber wieder beträchtlich dicker. — Das P.-Gwb. nimmt besonders von III—IV stark an Höhe zu, während das Schwp. gleich hoch bleibt. — Die Ep.-Zn. werden im allgemeinen kleiner. Ob. und unt. Ep. verhalten sich aber sehr verschieden. — Die Pal. werden etwas länger und breiter. Zu gleicher Zeit wird das Gwb. dichter, blasser und weniger prall.

Vergleich der 4. Blätter untereinander.

Die Blr. werden von I—V kleiner, aber dicker. Blatt V, 4 ist fast doppelt so dick als I, 4. P.-Gwb. und Schwp. schwellen gleich stark an. — Das Gwb. wird durchweg großzelliger (!), etwas lockerer, blasser und weniger prall. Die Wellung der Ep.-Zwde. nimmt von I—V zu. — Die Pal. werden nicht nur länger, sondern auch breiter. Sie sind bei V, 4 über doppelt so breit als bei I, 4. — Die Ep.-Zn. sind bei V, 4 fast dreimal so groß als bei I, 4.

Zur Erläuterung diene ein Auszug aus der Tabelle.

Exemplar	Größe	Dicke	Ob. Ep.	Breite
I	14,0 : 19,0	60	40 + 6	9
II	10,0 : 16,0	60	34 + 5	10
III	7,3 : 10,5	63	26 + 7	10
IV	6,5 : 9,5	70	23 + 5	15
V	6,5 : 7,5	110	15 + 4	20 – 22

Cyclanthera explodens.

Ständig im Gewächshaus kultiviert. Blr. der Exempl. II—IV allmählich entfernt. Pal. bei allen Blr. fast gleich dick, Ausnahmen sind in der Einzelbeschreibung besonders vermerkt. Da der Durchmesser der P.-Zn. sehr ungleich groß ist, so geben die Zahlen der Tabelle allein kein richtiges Bild von der Dichte des Gewebes. Die Angaben des Textes geben den Eindruck des mikroskopischen Bildes wieder.

I. Exemplar, normale Pflanze (cons. 20. VIII. 13). Mit 4 ausgew. und 4 unausgew. Blr. Diese vor dem Cons. grün, hernach blaßgelb und durchscheinend. Int. incl. Hypokotyl 2,0 + 2,0 + 1,0 + 1,8 cm lang, 2—3 mm dick. — 1. Bl. Größe: 2,5 : 1,8 + 0,3 cm (+ 0,3 cm soll heißen der Stiel ist 0,3 cm lang). Elliptisch, kurz gestielt. — 2. Bl. Größe: 5,0 : 4,5 + 4,5 cm. Länglich-herzförmig, oberseits, wie der Kot. stellenweise weiß punktiert. — 3. Bl. Größe: 5,7 : 5,0 + 5,4 cm. Form wie bei Bl. 2. Die weißen Tüpfel fehlen. — 4. Bl. Größe: 6,5 : 5,5 + 5,2 cm, herzförmig-fünfeckig, flach gezähnt, ohne weiße Tüpfel.

Blr. von Bl. 1—4 dünner, Bl. 2 nur halb so dick wie der Kot. Von diesem zum 2. Bl. beteiligt sich das P.-Gwb. stärker an der Abnahme der Dicke als das Schwp.

Gwb. von Bl. 1—4 praller. — Die Ep. zeigt nur geringe Unterschiede der Zellgröße: Zwde. von Bl. 1—4 welliger. Die Haare und die darunter gelegenen P.-Zn. mit Calciumoxalat-Einlagerung. — P.-Gwb. beim Kot. aus 2 Reihen, sonst nur eine. Daher bei Bl. 2—4 nicht halb so hoch als beim Kot. P.-Zn. von Bl. 2—4 schmaler aber gleich dicht, etwas lockerer als beim Kot. — Schwp. von Bl. 1—2 etwas dichter, dann wieder lockerer. Seine Zellen beim Kot. noch durchweg quergestreckt, später abgerundet.

II. Exemplar, Pflanze ohne Kotyledonen (cons. 1. IX. 13). Kot. anfangs bis auf die Hälfte des einen Kot., später völlig entfernt. Int. (ohne Hypokotyl) 0,6 + 0,6 + 0,9 cm lang, 2 mm dick. Farbe der Blr. wie bei I. — 2. Bl. Größe 3,3 : 2,6 + 3,0 cm. Herzförmig-fünfeckig. — 3. Bl. Größe: 3,2 : 2,4 + 3,0 cm; also ebenso groß wie Bl. 2. — 4. Bl. Größe: 4,8 : 4,4 + 4,5 cm; wieder größer als Bl. 3.

Blr. von Bl. 2—4 dünner, Bl. 3 u. 4 gleich dick. Das P.-Gwb. beteiligt sich etwas stärker an der Abnahme des Querschnittes als das Schwp.

Gwb. von Bl. 2—4 lockerer, praller, Größendiff. der Zn. nur gering. — Ep. bei Bl. 3 etwas großzelliger als bei Bl. 2 und 4 (!). Zwde. überall gleich stark gewellt. — Pal. von Bl. 2—4 kürzer, aber etwa gleich breit und gleich dicht. — Schwp. von Bl. 2—3 niedriger, bei Bl. 3 u. 4 etwa gleich hoch. Bei Bl. 2 großzelliger. Gwb. von Bl. 2—4 lockerer und allmählich etwas stärker gelappt.

III. Exemplar, Pflanze ohne Kotyledonen und 2. Blatt (cons. 1. IX. 13). Int. abermals kürzer und dünner als bei II. Form und Farbe der Blr. wie seither. — 3. Bl. Größe: 3,0 : 2,2 + 2,4 cm. — 4. Bl. Größe: 3,2 : 2,6 + 3,2 cm. Bl. 4 etwas größer aber ebenso dick wie Bl. 3. — Pal. etwas niedriger, Schwp. etwas höher als dort. — Gwb. allgemein etwas großzelliger, lockerer und praller. Zwde der ob. Ep. welliger.

IV. Exemplar, Pflanze ohne Kotyledonen sowie 2. u. 3. Blatt (cons. 5. IX. 13). Pfl. noch zwerghafter als Exempl. III, Int. kürzer und dünner. — 4. Bl. Größe: 2,2 : 1,5 + 1,6 cm. Form und Farbe wie seither.

V. Exemplar, früh hypertrophierter Kotyledo (cons. 1. IX. 13). Gleich nach dem Keimen wurde der andere Kot. entfernt, desgl. die Plumula. Hypokotyl und Kot. intensiv dunkelgrün, nach dem Cons graugrün. Tüpfel fehlen. — Größe: 3,7 : 2,5 + 1,8 cm. Der Kot. mußte vorzeitig entfernt werden, weil er zu faulen anfing.

VI.—VIII. Exemplar, Pflanzen mit früh hypertrophierten, anfangs normalen Blättern (cons. 10. IX. 13). Bei jedem Exempl. wurde allemal dann, wenn das Bl., das zu hyp. Wachstum veranlaßt werden sollte, noch wenig entwickelt war, die Pfl. über diesem geköpft und alle Blr. bis auf das eine Bl. entfernt. Die Kot. blieben erhalten. Exempl. VIII war von vornherein etwas weniger kräftig entwickelt als VI und VII. Von VI wurde auch der Kot. untersucht, der von der Op. betroffen wurde, als er etwa halb ausgewachsen war. —

Blr. allgemein größer und derber als bei der normalen Pfl. Vor dem Cons. intensiv dunkelgrün, nachher graugrün, unterseits rein grün. Die weißen Tüpfel der Blattoberseite, wie wir sie bei Exempl. IX u. X auftreten sehen, fehlen ganz. Blattspr. zwischen den Nerven schwach nach oben aufgebeult.

Exemplar VI: Pflanze mit Kot. und 2. Riesenbl. — Kot. Größe: 4,0 : 2,8 + 0,8 cm. — 2. Bl. Größe: 8,2 : 6,8 + 5,5 cm. Blattstiel länger und dicker als bei I.

Exemplar VII: Pfl. mit Kot. und 3. Riesenbl. — 3. Bl. Größe: 9,8 : 7,7 + 7,0 cm.

Exemplar VIII: Pfl. mit Kot. und 4. Riesenbl. — 4. Bl. Größe: 8,0 : 6,5 + 6,0 cm. Etwas blasser grün als die vorigen.

IX. Exemplar, Pflanze mit spät hypertrophiertem 1.—4. Blatt (cons. 10. IX. 13). Eine norm. Pfl. wurde oberhalb des 4. Bl. geköpft, als dieses eben ausgewachsen war. Pfl. allgemein kräftiger als Exempl. I, Stengel dicker, Int. länger: 3,0 + 1,3 + 2,3 cm. Blr. dunkler grün, oberseits mit kleinen, weißen, nicht ganz stecknadelkopfgroßen, dichtgedrängten Tüpfeln, welche durch massenhafte Einlagerungen von Calciumoxalat in die Haare der Blattoberfläche, deren Fußzellen und in die unter den Fußzellen gelegenen Pal. hervorgerufen wurden. Der unterste Teil der Palisaden bleibt aber frei davon. Solche Tüpfel wurden nur bei Exempl. IX und X beobachtet, in geringerem Maße und nur auf einem Teil der Blattfläche auch auf der Oberseite des 2. Bl. der norm. Pfl.

1. Bl. (Kot.) Größe: 3,2 : 2,2 + 6,0 cm. — 2. Bl. Größe: 6,2 : 5,0 + 5,0 cm. Herzförmig-fünfeckig. — 3. Bl. Größe: 7,0 : 5,5 + 6,0 cm. — 4. Bl. Größe: 9,0 : 7,5 + 7,0 cm. Die Unterschiede der Blattgröße gegenüber den entsprechenden Blr. von I nehmen von Bl. 2—4 zu.

Die Blr. werden von Bl. 1—4 dünner. Der Kot. ist doppelt so dick als die übrigen Blätter. 3. u. 4. Bl. etwa gleich dick. —

Ep.-Zn. überall fast gleich groß, von Bl. 1—4 etwas niedriger. Spaltöffnungen seitlich zusammengequetscht. Unt. Ep. mit deutlich grünen Chloroplasten. — Pal. bei Bl. 3 etwas niedriger und schmaler als bei Bl. 2 u. 4. Blasser grün als das Schwp. Dieses ebenfalls bei Bl. 3 etwas niedriger, von Bl. 2—4 dichter.

X. Exemplar (cons. 10. IX. 13). Pfl. anfangs behandelt wie Exempl. II. Als das 3. Bl. ausgewachsen war, wurde die Pflanze über diesem geköpft. — Kräftiger als Exempl. II, Blr. und Stengel dunkler grün. Weiße Tüpfel auf der Blattoberseite. — 2. Bl. Größe: 3,6 : 3,0 + 4,0 cm. -- 3. Bl. Größe: 4,0 : 3,2 + 4,0 cm.

Bl. 3 dünner als Bl. 2, Pal. und Schwp. niedriger. P.-Zn. bei Bl. 3 breiter, blasser grün als das Schwp. Letzteres bei Bl. 3 lockerer und etwas kleinzelliger als bei Bl. 2. — Ep. bei Bl. 3 großzelliger, Zwde. welliger. Unt. Ep. mit Chlorophyll.

Vergleich der Kotyledonen untereinander.

Kot. zu verschiedener Zeit von der Op. beeinflußt. I überhaupt nicht, V sofort nach dem Keimen, VI in halb ausgewachsenem und IX in völlig ausgewachsenem Zustand. V war von vornherein etwas kleiner und mußte auch früher entfernt werden als die übrigen.

Abgesehen von der Größe der Blattspr., wo VI größer ist als V, können wir die Exempl. in folgender Reihe anordnen I, IX, VI, V. — Von I—V werden dann die Blätter dicker, die Zn. sämtlicher Gwb. größer. — Farbe der Blr. bei I hellgelb durchscheinend, bei V und VI graugrün, bei IX dunkelgrün und oberseits mit weißen Tüpfeln.

Gwb. bei V—IX lockerer als bei I, bei V noch lockerer. V, VI und IX haben größere Chlorophyllkörner als I. — Ep. bei V—IX großzelliger, dickwandiger, Zwde. wenig stärker gewellt als bei I. Zn. bei V doppelt so groß als bei I, bei IX ebenso groß wie bei VI. Die Zahl der Spaltöffnungen im gleichen Gesichtsfeld nimmt im selben Verhältnis ab wie die Zahl der Ep.-Zn. Spaltöffnungen bei V—IX seitlich zusammengedrückt. Unt. Ep. bei IX mit Chlorophyll. — Pal. überall zweireihig; unt. Reihe lockerer als die ob. Bei V beide Reihen doppelt so lang als bei I und auch breiter. Bei VI und IX nur die untere Reihe doppelt so lang, ob. Reihe nur um die Hälfte länger und auch nicht ganz so breit als bei V. Pal. bei V—IX regelmäßiger senkrecht gestellt als bei I. — Schwp. bei V—IX lockerer und großzelliger als bei I. Zn. bei I noch horizontal quergestreckt; bei V—IX dehnen sie sich nach allen Richtungen aus. Unterste Schichten besonders bei IX großzelliger und lockerer, die ob. noch horizontal gestreckt. Schwp. bei V etwa doppelt so hoch als bei I, bei VI und IX nicht ganz doppelt so hoch. Bei letzteren hat es einen größeren Anteil an der Dickenzunahme des Blattes als die Pal.

Vergleich der 2. Blätter untereinander.

Am kleinsten sind Zwergbl. II und X. Die spät hyprt. Blr. IX und X sind nach der Op. noch etwas gewachsen. Am größten ist das früh hyprt. Bl. VI, etwa doppelt so groß als I. — Farbe bei I und II blaßgelb durchscheinend, bei I oberseits stellenweise kleine weiße Tüpfel. Die Farbe der Chlorophyllkörner verhält sich ähnlich. — Die Blr. werden in folgender Reihe dicker: I, II, X, IX, VI. Das Zwergbl. ist also dicker als das norm. Bl., die hyp. Blr. dicker als die nicht hyp. Das spät. hyprt. (norm.) Bl. IX ist ebenso dick wie das früh. hyprt. — In der gleichen Reihenfolge nimmt auch die Größe aller Gewebeelemente zu. — Ep.-Zn. beim Zwergbl. II etwas größer als bei I, beim spät hyprt. Zwbl. X noch etwas größer, bei IX und VI gleich groß und doppelt so groß als beim norm. Bl. Die Zwde. sind bei VI und IX dicker und welliger als bei I und II, bei II stärker gew. als bei I und etwa ebenso stark gew. als bei X. Spaltöffnungen bei VI—X seitlich zusammengedrückt, ihre Zahl im gleichen Gsf. verhält sich wie die Zahl der Ep.-Zn. Unt. Ep. bei IX und X mit Chlorophyll. — Pal. bei II entsprechend der geringen Größe der Spr. schmaler, aber länger als bei I; bei V, IX und X über doppelt so lang als bei I. Die Ep.-Zn. der hyp. Blr. sind stärker in die Fläche gewachsen als die Pal.; deshalb sind die Pal. der hyp. Blr. lockerer gestellt als die der nicht hyp. Zn. bei VI—X häufig etwas gebogen oder in der Längsrichtung zusammengedrückt, im unt. Teil meist plötzlich stark verschmälert. — Schwp. bei II niedriger als bei I. Zn. etwas größer und rundlicher, aber dichter gelagert; bei VI—X höher, lockerer und großzelliger, Zn. verzweigter, häufig palisadenähnlich langgestreckt; bei X etwas dichter und niedriger als bei VI und IX.

Vergleich der 3. Blätter untereinander.

Hinsichtlich der Größe kann man die Blr. in folgender Reihe ordnen: III, II, X, I, IX, VII, wobei die aufeinanderfolgenden Blr. immer größer werden. Die Reihenfolge ist die gleiche wie bei den 2. Blr. Die Unterschiede der Blattgröße zwischen III und II sind aber geringer als bei den 2. Blr. zwischen II und I. Bezüglich Form und Farbe gilt das gleiche wie bei den entsprechend behandelten 2. Blr. — Die Blr. werden mit der stärkeren Zwerghaftigkeit dicker. VII und IX etwa gleich dick. X um $^1/_3$ dicker als II. Die dritten Blr. sind alle dünner als die entsprechend behandelten zweiten Blr. — Gwb. von I—III zunehmend dichter, Pal. großzelliger. Unt. Ep. bei IX und X mit Chlorophyll. — Ep.-Zn. bei I und II gleich groß, bei III etwas kleiner; bei VII—X etwa gleich groß und etwas größer als bei I und II. Unt. Ep.-Zn. bei II etwas größer als bei I und III. Das hyp.-Zwbl. X hat die größten Ep.-Zn. Zwde. bei VII—X welliger und dicker als bei I—III. Spaltöffnungen der hyp. Blr. zusammengequetscht. Ihre Zahl im Gsf. nimmt ebenso wie die Zahl der Ep.-Zn. ab. — Pal. von I—III länger, bei VII, IX und X fast doppelt so lang als bei I und II, bei IX und X etwas kürzer als bei VII. Auch hier sind bei den hyp. Blr. die Ep.-Zn. stärker in die Fläche gewachsen als die Pal., weshalb diese lockerer stehen als bei den nicht hyp.

Blr. — Schwp. von I—III höher und großzelliger, sowie dichter. Bei VII und X zeigen sich ähnliche Verhältnisse wie bei den entsprechend behandelten 2. Blr.

Vergleich der 4. Blätter untereinander.

Die Spr. wird von I—IV kleiner. IV kaum $1/_5$ so groß als I. Das spät hyprt. Bl IX ist größer als das früh hyprt. Form und Farbe wie bei den entsprechend behandelten 2. Blr. — Blr. von I—III dicker, IV wieder etwas dünner als III und ebenso dick wie II. VIII und IX gleich dick und fast doppelt so dick als I. Die Pal. der hyp. Blr. schwellen etwas stärker an als das Schwp. — Gwb. von I—IV dichter und weniger prall, bei VIII und IX lockerer und intensiver grün gefärbt sowie praller als bei I. — Ep.-Zn. von I—III größer, bei IV etwas kleiner als bei I, Zwde. hier schwacher gew. Ep.-Zn. bei IX etwas größer als bei VIII und etwa doppelt so groß als bei I. Zwde. bei VIII und IX dickwandiger und stärker gew., Spaltöffnungen zusammengequetscht. — Pal. von I—III länger und breiter, bei III etwas dichter als bei II, bei IV noch dichter; bei VIII und IX doppelt so lang und breiter als bei I. — Schwp. von I—III höher, bei IV wieder niedriger aber immer noch höher als bei I und II. Zellen der ob. Schichten bei IV mehr quergestreckt.

Datura quercifolia.

Dauernd im Gewächshaus kultiviert. Aussaat 8. VI. 13.

I. Exemplar, normale Pflanze (cons. 1. IX. 13). Mit 4 ausgew. und 2 unausgew. Blr., 18 cm hoch. Int. incl. Hypocotyl 5,0 + 2,0 + 1,5 + 1,2 cm lang, erstes Int. 0,9 cm dick. — 1. Bl. Größe: 4,0 : 0,8 + 1,5 cm. Schmal, lanzettlich, grün, schwach sukkulent. — 2 Bl. Größe: 7,5 : 3,2 + 3,5 cm. Umgekehrt, schmal, eiförmig, grün. — 3. Bl. Größe: 10,0 : 7,0 + 5,0 cm. Umgekehrt, eiförmig bis rautenförmig, ganzrandig. — 4. Bl. Größe: 12,0 : 9,0 + 5,0 cm. Eiförmig, unsymmetrisch, buchtig gezähnt.

Blr. von 1—4 dünner, Bl. 2 u. 3 gleich dick. — Gwb. von Bl. 1—4 kleinzelliger, praller, grüner und mit Ausnahme von Bl. 1 u. 2 lockerer. In der obersten großzelligeren Schicht des Schwp. Drusen von Calciumoxalat, deren Größe mit der Größe der Zn. abnimmt. — Ep.-Zn. von Bl. 1—4 kleiner. Die Wellung der Zellwände nimmt ab. — Die Zahl der Pal. im Gsf. nimmt zu, ihre Länge und Breite ab. Bei Bl. 2 u. 4 nehmen sie einen größeren Teil des Querschnitts ein als bei Bl. 1 u. 3. Pal.-Gwb. und Schwp. von Bl. 1—4 stetig lockerer. Zn. des Schwp. zunehmend mehr verzweigt.

II. Exemplar, Pflanze ohne Kotyledonen (cons. 1. IV. 13). Kot. allmählich entfernt. 3 ausgew. und 3 unausgew. Blr., Pfl.

15 cm hoch. Form und Farbe des Stengels und der Blr. wie bei I. Int. 4,5 + 1,0 + 0,8 + 1,2 cm lang. Erstes Int. 0,5 cm dick. — 2. Bl. Größe: 5,0 : 2,0 + 2,0 cm. — 3. Bl. Größe: 8,0 : 4,0 + 2,0 cm. — 4. Bl. Größe: 8,3 : 5,0 + 2,3 cm. Größendiff. zwischen Bl. 3 u. 4. geringer als bei I.

Blr. 2—4 dünner. — Gwb. praller, lockerer, kleinzelliger und grüner. — Zwde. der Ep. bei Bl. 3 am stärksten gew. Die Zahl der Spaltöffnungen verhält sich wie bei I. Bl. 4 hat entsprechend der größeren Zahl der Ep.-Zn. auch mehr Spaltöffnungen auf der gleichen Fläche. — Pal. bei Bl. 2 kürzer als das Schwp. P.-Gwb. von Bl. 2—4 lockerer, Zn. schmaler, besonders von Bl. 3—4. — Das Schwp. wird lockerer, kleinzelliger und stärker verzweigt.

III. Exemplar, Pflanze ohne Kotyledonen und 1. Blatt (cons. 7. IX. 13). Mit 3 ausgew. und 2 unausgew. Bl., 11 cm hoch. Form und Farbe der Blr. wie bei I und II; Bl. 4 etwas weniger buchtig gezähnt. Int. 4,0 + 1,0 + 0,8 + 0,9 cm lang, 0,3 cm dick. — 3. Bl. Größe: 5,2 : 2,4 + 2,0 cm, schmutzig-gelb. — 4. Bl. Größe: 6,5 : 3,7 + 2,0 cm, schmutzig-gelb. — Bl. 4 nur wenig dünner als Bl. 3. Gwb. kleinzelliger und praller; Zwde. der Ep. gleich stark gew., Pal. viel kleinzelliger, ebenso dicht; Schwp. kleinzelliger.

IV. Exemplar, Pflanze ohne Kotyledonen, 2. u. 3. Blatt (cons. 10. IX. 13). Mit 2 ausgew. und 1 unausgew. Bl., 8 cm hoch. Int. 4,0 + 0,5 + 0,3 + 0,7 cm lang, 0,2 cm dick. — 4. Bl. Größe: 5,3 : 2,5 + 1,0 cm, schmutzig-gelb, weniger buchtig gezähnt als III, 4.

Exemplar V, VI und VII siehe beim Vergleich der entsprechenden Blätter untereinander.

VIII. Exemplar, Pflanze mit spät hypertrophiertem 1.—3. Blatt (cons. 24. IX. 13). Als das 3. Bl. ausgew. war, wurde die Pfl. über diesem geköpft und 1 Kot. entfernt. Int. 4,0 + 2,0 + 2,5 cm lang, wenig dicker als bei I. — Die einzelnen Blr. vergrößerten sich nach der Op. umsomehr, je jünger sie waren. Sie sind dunkler grün, dicker und derber als bei I. — 1. Bl. Größe: 4,5 : 1,0 + 2,0 cm. — 2. Bl. Größe: 9,0 : 4,0 + 5,0 cm. — 3. Bl. Größe: 14,0 : 9,5 + 7,5 cm. Blattstiele länger und dicker als bei I. In der Anatomie zeigen sie ähnliche Unterschiede wie die entsprechenden Blr. von I. — Gwb. allgemein großzelliger, praller, grüner, lockerer als bei I, die Größendiff. sind nicht so groß wie dort, was wohl mit dem stärkeren Flächen- und Dickenwachstum der jüngeren Blr. zusammenhängt.

Exempl. IX und X siehe beim Vergleich der entsprechenden Blätter untereinander.

XI. Exemplar (cons. 24. IX. 13). Anfangs behandelt wie Exempl. III. Als das 4. Bl. ausgewachsen war, wurde die Pfl.

über diesem geköpft. Blr. und Stengel dunkler grün, dicker und derber als bei III, Blattstiele dicker und länger. — 3. Bl. Größe: 7,0 : 3,2 + 3,0 cm. — 4. Bl. Größe: 9,0 : 5,0 + 4,5 cm.

V. Exemplar und Vergleich der Kotyledonen untereinander.

Es kommen hier die Exempl. 1, V und VIII in Betracht.

V. Exemplar, früh hyprt. Kot. (cons. 5. IX. 13). Sofort nach dem Keimen wurde der eine Kot. und die Plumula entfernt. Der Kot richtete sich bald in die Verlängerung des Hypokotyls empor. — Größe: 6,5 : 1,3 + 2,5 cm, dicker und dunkler grün als I.

Vergleich der Kotyledonen untereinander. Die Größenunterschiede zwischen dem norm. und dem spät hyprt. Kot. sind nur gering. V ist doppelt so groß als I und etwa doppelt so dick. VIII ist fast ebenso dick. — Gwb. der hyprt. Kot. großzelliger, praller, nicht so zusammengefallen, lockerer und grüner als beim norm. Kot.; bei VIII alles in etwas geringerem Maße als bei V. — Größe der Ep.-Zn. von I über VIII auf V zunehmend. Wellung der Zwde. überall gleich stark, bei V und VIII aber etwas grober. Zwde. der hyprt. Kot. dicker. Spaltöffnungen bei V größer, Spalt weiter geöffnet. Nadelförmige Kristalle am Spalt größer und zahlreicher. — Pal. länger und breiter, bei V und VIII weniger dicht als bei I. Chlorophyllfarbe der Pal. bei V blasser grün als die des Schwp. — Schwp. bei V und VIII mehr als doppelt so hoch wie bei I. Es beteiligt sich etwas mehr als das Pal.-Gwb. an der Zunahme des Querschnitts und ist bei V und VIII lockerer, praller und großzelliger als bei I, seine Zn. stärker verzweigt.

VI. und IX. Exemplar und Vergleich der 2. Blätter untereinander.

VI. Exemplar, früh hypertrophiertes 2. Blatt einer anfangs normalen Pflanze (Riesenblatt); (cons. 9. IX. 13). Kot erst entfernt, als das Bl. noch wenig entwickelt war. — 2. Bl. Größe: 11,0 : 5,0 + 3,5 cm, dicker und dunkler grün als I, an den Rändern schwach emporgebogen. Wenige Tage vor dem Cons. zeigten sich auf der Spr. hellgrüne Flecken, die sich nach dem Cons. schmutziggelb färbten.

IX. Exemplar, früh hypertrophiertes 2. Zwergblatt (cons. 7. IX. 13). Pfl. anfangs behandelt wie II. — 2. Bl. Größe: 7,0 : 2,3 + 3,0 cm, dicker und dunkler grün als II, 2.

Vergleich von II und I. Beide gleich dick. — Gwb. bei II etwas großzelliger, weniger prall und grün. Die Pal. nehmen einen kleineren Teil des Querschnitts ein als bei I. Ep.-Zn. ebenso stark gew. als bei I.

Vergleich von VIII und VI. Beide Blr. sind dicker, VI um das Doppelte, VIII nur um die Hälfte dicker als I. VIII auch weniger stark in die Fläche gewachsen als VI. — Gwb. bei beiden lockerer, großzelliger, praller und grüner; bei VIII alles in etwas geringerem Maße als bei VI. Ep.-Zn. besonders bei VI großzelliger, dickwandiger, stärker und grober gew., im Querschnitt höher. Die an die Schließzellen angrenzenden Ep.-Zn. bei VI in die Spaltöffnung hineingeschoben. — Pal. schwach sichelförmig gebogen und länger als bei I, nehmen einen größeren Teil des Querschnitts ein als bei I. Ebenso verhalten sie sich zwischen VIII und VI. — Schwp.-Zn. bei VI besonders in den ob. Reihen mehr in die Länge gestreckt, als beim norm. Bl., weshalb sie auch im Querschnitt verzweigt erscheinen. Schwp. bei VIII dichter als bei VI. Zn. der hyp. Blr. stärker verzweigt.

Vergleich von IX und II. Ersteres größer und fast doppelt so dick als letzteres. Anatomische Unterschiede ähnlich wie zwischen VI und I. Gwb. noch etwas großzelliger als bei VI. — Die Kristalldrusen der hyp. Blr. sind nicht größer als die norm. Blr.

VII. und X. Exemplar und Vergleich der 3. Blätter untereinander.

VII. Exemplar, früh hypertrophiertes 3. Blatt einer anfangs normalen Pflanze (Riesenblatt) (cons. 9. IX. 13). Kot. erst entfernt, als das Bl. ziemlich ausgew. war. — 3. Bl. Größe: 15,0 : 10,0 + 5,0 cm, dunkler grün und dicker als I, 3; sonst ähnlich wie VI, 2.

X. Exemplar, früh hypertrophiertes 3. Zwergblatt (cons. 7. IX. 13). Pfl. anfangs behandelt wie III. — 3. Bl. Größe: 7,0 : 3,3 + 2,5 cm, dicker, grüner als III, 3, mit gelben Flecken wie bei VI und VII.

Vergleich von I, II und III. Blr. von I—III kleiner und dünner, Gwb. großzelliger und weniger prall, bei II wenig dichter als bei I, bei III lockerer. Die Ep.-Zn. werden großzelliger und sind stets gleich stark gew. Die Spaltöffnungen nehmen etwas schneller ab, als die Zahl der Ep.-Zn. im gleichen Gsf.

Vergleich von VII und VIII mit I. Erstere größer und dicker als I. VIII nicht ganz so groß wie VII, aber um mehr als die Hälfte dicker als I. — Gwb. bei VII und VIII großzelliger, lockerer, praller und grüner. — Das Pal.-Gew. schwillt bei VIII stärker an als bei VII. — Ep.-Zn. besonders bei VII großzelliger und stärker gew. Spaltöffnungen größer. — Pal. länger und breiter als bei I; bei VIII länger als bei VII, bei VII breiter als bei VIII. — Schwp. der hyp. Blr. höher, großzelliger und verzweigter. Zn. weniger quergestreckt.

Vergleich von X und XI mit III. Erstere gleich groß, sowie größer und dicker als III. XI etwas dünner als X. Letzteres doppelt so dick als III. Anatomische Unterschiede ähnlich wie zwischen VII und VIII einerseits und I andererseits. Das Schwp. hat bei beiden (X und XI) einen etwas größeren Anteil an der Dickenzunahme als das Pal.-Gwb. Chlorophyllfarbe bei XI kräftiger als bei X.

Vergleich der 4. Blätter untereinander.

Vergleich von I, II, III und IV. Blr. von I—IV stetig kleiner. I—III gleich dick, IV etwas dicker. Gwb. bei II etwas dichter als bei I, von II—IV lockerer und weniger prall, aber großzelliger; bei II kleinzelliger als bei I. — Die Wellung der Ep.-Zn. nimmt langsam ab. Pal. überall fast gleich lang, bei II schmaler und dichter als bei I, von II—IV lockerer und breiter.

Vergleich von XI und III. Unterschiede ähnlich wie bei den übrigen hyprt. Blr., aber auffallend groß, wie fast bei keinem anderen hyp. Bl. Zn. durchweg etwa doppelt so groß, desgleichen die Fläche und Dicke des Bl. Pal. blasser gelb als das Schwp.

Atriplex hortense.

Anfangs im Freien, vom 10. August ab im Gewächshaus kultiviert. Wegen der Zartheit des Gwbs. konnte nur die Dicke der Blr. gemessen werden. Die Einzelangaben beziehen sich nur auf die Flsch.

I. Exemplar, normale Pflanze (cons. 20. VIII. 13). Mit 4 Paaren gegenständiger ausgew. und 3 Paaren unausgew. Blr., 27 cm hoch. Int. incl. Hypokotyl 3,0 + 1,5 + 5,0 + 7,0 cm lang; erstes Int. 0,6 cm dick. Farbe der Blr. vor dem Cons. dunkelgrün, schwach rötlich. — 1. Bl. Größe: 4,3 : 0,9 + 1,0 cm, schmal elliptisch, schwach sukkulent, blaßgelb. — 2. Bl. Größe: 6,0 : 3,5 + 3,5 cm, herzförmig dreieckig. Blattgrund spießförmig eingebuchtet, Bl. ganzrandig, weniger sukkulent als der Kot., blaßgelb. — 3. Bl. Größe: 8,5 : 5,7 + 3,3 cm, etwas breiter als Bl. 2, schwach gezähnt, blaßgelb. — 4. Bl. Größe: 9,0 : 6,5 + 3,5 cm, stärker gezähnt als Bl. 3.

Blr. von 1—4 dünner, Bl. 2 u. 3 fast gleich dick. — Gwb. von Bl. 1—4 allmählich kleinzelliger, praller und dichter. Das Mesophyll differenziert sich immer deutlicher im Pal.-Gwb. und Schwp. Seine unt. Zn. sind anfangs nur kürzer als die ob. Allmählich runden sie sich ab. Sie sind nirgends gelappt oder verzweigt. — Ep.-Zn. von Bl. 1—4 kleiner. Differenzen zwischen Bl. 2 u. 3 gering. Die Wellung der Zwde. nimmt ab; sie ist nur bei Bl. 3 unterseits größer als bei Bl. 2. — Die Pal.-Zn. werden dichter und schmaler.

II. Exemplar, Pflanze ohne Kotyledonen (cons. 1. IX. 13). Kot. allmählich entfernt. Pfl. mit 3 ausgew. und 3 unausgew. Blattpaaren, 17 cm hoch. Int. incl. Hypokotyl 2,0 + 0,5 + 1,3 + 2,5 cm lang, 0,4 cm dick. Farbe und Form der Blr. wie bei I. — 2. Bl. Größe: 2,5 : 1,5 + 1,0 cm, blaßgelb, nicht gezähnt. — 3. Bl. Größe: 3,5 : 2,5 + 2,8 cm, nicht gezähnt, am Grunde weniger eingebuchtet. — 4. Bl. Größe: 6,0 : 3,8 + 3,0 cm, Rand nur stellenweise und auch dann nur schwach gezähnt, hellgrün.

Blr. von Bl. 2 – 4 dünner. Gwb. allmählich praller und im Schwp. lockerer. Das Mesophyll differenziert sich mehr und mehr. Pal.-Gwb. und Schwp. nehmen etwa je die Hälfte des Querschnitts ein. — Ep.-Zn. von Bl. 2—4 kleiner. Größenunterschiede viel geringer als zwischen den entsprechenden Blr. von I. Die Wellung der Zwde. nimmt langsam zu. — Pal. von Bl. 2—4 dichter und schmaler.

III. Exemplar, Pflanze ohne Kotyledonen und 2. Blätter (cons. 1. IX. 13). Blr. allmählich entfernt. Pfl. 9 cm hoch, mit 3 ausgew. und 2 unausgew. Blattpaaren. Int. incl. Hypokotyl 1,8 + 0,2 + 0.5 + 0,9 cm lang, 0,3 cm dick. Farbe der Blr. vor dem Cons. wie bei I und II. — 3. Bl. Größe: 2,0 : 1,3 + 0,8 cm, ganzrandig, am Grunde nicht mehr ausgebuchtet, blaßgelb. — 4. Bl. Größe: 3,0 : 2,3 + 2,0 cm, fast gleichschenkelig dreieckig, ganzrandig, am Grunde nicht eingebuchtet, blaßgrün.

Bl. 4 um $^1/_3$ dünner als Bl. 3. Gwb. bei Bl. 4 kleinzelliger, lockerer, praller und grüner; Mesophyll noch nicht deutlich differenziert. — Ep.-Zwde. bei Bl. 4 stärker gew. Ob. Ep. von Bl. 3 garnicht gew. — Pal. bei Bl. 3 breiter und etwas lockerer als bei Bl. 4, stark zusammengefallen.

IV. Exemplar, Pflanze ohne Kotyledonen sowie 2. u. 3. Blatt (cons. 3. IX. 13). Mit 2 ausgew. und 3 unausgew. Blattpaaren, 6 cm hoch. Int. incl. Hypokotyl 2,0 + 0,2 + 0,2 + 0,3 cm lang, 0,15 cm dick. Farbe der Blr. vor dem Cons. wie seither. 4. Bl. Größe: 2,0 : 1,2 + 2,0 cm, ganzrandig, am Grunde nicht eingebuchtet, blaßgrün.

V. Exemplar und Vergleich der Kotyledonen untereinander.

V. Exemplar, früh hypertrophierter Kotyledo (cons. 29. VIII. 13). Sofort nach dem Keimen wurde der andere Kot. und die Plumula entfernt. Der Kot. richtete sich bald in die Verlängerung des Hypokotyls empor. — 1. Bl. Größe: 4,8 : 1,2 + 1,2 cm.

Vergleich der Kotyledonen. V wenig größer, aber dicker als I. Gwb. großzelliger, lockerer praller und intensiver grün. Mesophyll deutlich in Pal.-Gwb. und Schwp. geschieden. Letzteres aus 3—4 Reihen lang quergestreckter, unregelmäßig geschichteter Zn., die im Flsch. schwach gelappt erscheinen. Pal. ebenso breit, aber länger als bei I. Ep.-Zn. größer, etwas dickwandiger und stärker gew.

VI. Exemplar und Vergleich der 2. Blätter untereinander.

VI. Exemplar, spät hypertrophiertes Blatt einer anfangs normalen Pflanze (cons. 15. VIII. 13). Gegenständiges 2. Bl. entfernt. — 2. Bl. Größe: 7,0 : 4,5 + 3,0 cm, größer und derber als I, 2. Vor dem Cons. dunkler grün und intensiver rot. Spr. wannenförmig nach oben gebogen. Hinterer Blattzipfel nach oben eingerollt.

Vergleich der 2. Blätter. II nur $^1/_5$ so groß als I. VI nur wenig größer als I. II und VI dicker als I. Farbe bei I und II gleich, bei VI dunkler grün. Gwb. bei II dichter und weniger prall als bei I, Ep. großzelliger und etwas weniger gew.; Pal. länger und breiter. — Gwb. bei VI großzelliger, lockerer, praller; Chlorophyll grüner als bei I. Ep.-Zn. größer als bei II, Zwde. ebenso stark aber grober gew. Zn. der ob. Schichten des Schwp. stärker gelappt.

VII. und VIII. Exemplar und Vergleich der 3. Blätter untereinander.

VII. Exemplar, früh hypertrophiertes 3. Blatt einer anfangs normalen Pflanze (Riesenblatt) (cons. 7. IX. 13). Die Kot. blieben erhalten. Form wie bei I, 3, aber am Grunde weniger eingebuchtet, dunkler grün, derber und dicker. Spr. wannenförmig nach oben gewölbt. Blattstiel größer und dicker als bei I, 3. — Größe: 9,0 : 7,5 + 5,0 cm.

VIII. Exemplar, früh hypertrophiertes 3. Blatt einer anfangs wie II behandelten Pflanze (cons. 10. IX. 13). Gegenständiges 3. Bl., sowie 2. Blr. entfernt. — 3. Bl. Größe: 5,5 : 4,0 + 3,5 cm. Form wie II, 3, dunkler grün und derber als dieses. Ein hinterer Blattzipfel nach oben geschlagen.

Vergleich von I—III. Blr. von I—III kleiner. III kaum $^1/_5$ so groß wie I. Rand schwächer gezähnt, Blattgrund weniger eingebuchtet. I—III etwa gleich dick. Gwb. von I—III großzelliger, dichter, weniger prall und grün. Differenzen zwischen I und II sehr groß, zwischen II und III nur gering. Ep.-Zwde. von I—III schwächer gew.

Vergleich von VII und I. VII größer und um $^1/_3$ dicker, dunkler grün. Blattstiel länger und dicker. Gwb. großzelliger, lockerer, praller und grüner. Mesophyll deutlicher in Pal.-Gwb. und Schwp. geschieden. Pal. aus 2—3 unregelmäßig langen Reihen. Unt. Reihe ins Schwp. übergehend. Ob. Reihe des Schwp. dichter und mehr quergestreckt als die unteren. — Ep. bei VII wenig höher, Zn. doppelt so groß, Zwde. etwas dicker und stärker gew. Spaltöffnungen größer. — Pal. fast doppelt so breit, blasser grün als das Schwp. — Zn. des Schwp. stärker gelappt.

Vergleich von VIII und II. Ersteres um über die Hälfte dicker als letzteres, auch dicker als VII. — Ep.-Zwde. welliger, dickwandiger, in der Nähe der Spaltöffnungen schwach kollenchymatisch verdickt. Ep.-Zn. häufig in die Schließzellen der Spaltöffnungen hineingeschoben. Unterschiede sonst ähnlich wie zwischen VII und I. — Besonders hervorzuheben ist, daß VIII größere Gewebeelemente hat als das Riesenblatt VII.

IX.—XI. Exemplar und Vergleich der 4. Blätter untereinander.

IX. Exemplar, früh hypertrophiertes 4. Blatt einer anfangs normalen Pflanze (Riesenblatt) (cons. 7. IX. 13). 2. u. 3. Blr. und gegenständiges 4. Bl. entfernt. Die Kot. blieben erhalten. — 4. Bl. Größe: 13,0 : 10,0 + 4,0 cm. Stärker gezähnt und am Grunde mehr eingebuchtet als I, 4, dicker, derber und dunkler grün als dieses.

X. Exemplar, früh hypertrophiertes 4. Blatt einer anfangs wie III behandelten Pflanze (cons. 7. IX. 13). Vorausgehende Blr. und gegenständiges 4. Bl. entfernt. — 4. Bl. Größe: 8,5 : 7,2 + 4,0 cm. Stärker gezähnt, dunkler grün, dicker und derber und am Grunde stärker eingebuchtet als III, 4.

XI. Exemplar, früh hypertrophiertes 4. Zwergblatt (cons. 7. IX. 13). Gegenständiges 4. Bl. entfernt. — 4. Bl. Größe: 3,3 : 1,8 + 2,0 cm, dunkler grün, dicker und derber als IV, 4. Hinterer Blattzipfel nach oben geschlagen.

Vergleich von I—IV. Hier gilt vielfach ähnliches wie für die 3. Blr. Spr. von I—IV kleiner und dünner. IV nur $^1/_8$—$^1/_{10}$ so groß als I. Blattstiel ebenfalls immer kürzer und dünner. Die Zahnung des Randes verschwindet mehr und mehr; Bl. III, 4 nicht mehr gezähnt. · Blattgrund immer weniger eingebuchtet. Bei IV, 4 fehlt die Einbuchtung ganz. — Gwb. von I—IV großzelliger, weniger prall, dichter. Zn. bei II doppelt so groß als bei I, bei II und III fast gleich groß. Ep.-Zwde. überall gleich stark gew.

Vergleich von IX—XI mit I, III und IV. Die hyp. Blr. sind alle größer als die entsprechenden nicht hyp. Blr. Wie bei I—IV so werden auch von IX—XI die Blr. kleiner. X ist von allen hyp. Blr. im Vergleich zu den nicht hyp. am stärksten in die Fläche und Dicke gewachsen. Die Zahnung des Randes hat nur bei IX und X zugenommen. Blattstiele der hyp. Blr. länger und dicker, bei X und XI fast doppelt so lang als bei den entsprechenden nicht hyp. Blr. — Gwb. der hyp. Blr. allgemein großzelliger, lockerer, grüner und praller. Bei IX und XI sind die Ep.-Zn. über doppelt so groß als bei I und IV, bei X nur um die Hälfte größer als bei III. X und XI haben größere Zn. als IX. Dabei ist die Bl.-Spr. von XI 12—15 mal kleiner als bei IX. Ep.-Zwde. der hyp. Blr. stärker und grober gew., Spaltöffnungen etwas größer. — Zur Veranschaulichung diene ein Auszug aus der Haupttabelle.

Exempl.	Größe	Dicke	Ob. Ep.	Breite
I	9,5 : 6,5	30—33	43 + 7	15
IV	2,0 : 1,2	25—30	18 + 5	20
IX	13,0 : 10,0	45—50	16 + 4	25
XI	3,3 : 1,8	40 - 45	8 + 2	40

Calendula officinalis.

Anfangs im Freien kultiviert, am 10. August ins Gewächshaus gebracht. Die Querschnitte der Blr. waren wegen der Zartheit des Gwbs. nur schwer herzustellen und ließen bei den Exempl. I—IV kaum Einzelheiten erkennen. Es wurde daher nur die Dicke der Blr. gemessen.

I. Exemplar, normale Pflanze (cons. 7. IX. 13). Mit 5 ausgew. und 3 unausgew. Blattpaaren, 15 cm hoch. Int. 0,3 + 0,8 + 2,0 cm lang. Blr. vor dem Cons. hellgrün. — 1. Bl. Größe: 3,0 : 0,8 cm, spatelförmig, gelbgrün. — 2. Bl. Größe: 5,6 : 1,6 cm, Form und Farbe wie bei Bl. 1. — 3. Bl. Größe: 9,5 : 2,8 cm, dunkler grün als Bl. 2. — 4. Bl. Größe: 10,5 : 3,2 cm. Form und Farbe wie bei Bl. 3.

Blr. von Bl. 2—4 dünner. Gwb. praller und lockerer, von Bl. 2—3 grüner. Kot. etwa doppelt so dick wie die folgenden Blr. Die Diff. des Mesophylls in Pal.-Gwb. und Schwp. wird von Bl. 1—4 immer deutlicher. — Ep.-Zn. von Bl. 1—4 kleiner, beim Kot. noch gleichförmiger als bei den übrigen Blr. Wellung der Zwde. bei Bl. 2 stärker als beim Kot.; sie nimmt aber dann wieder ab. — Pal.-Gwb. von Bl. 1—4 kleinzelliger, praller und lockerer. Bei Bl. 2 u. 3 gleich dicht.

II. Exemplar, Pflanze ohne Kotyledonen (cons. 3. IX. 13). Mit 3 ausgew. und 3 unausgew. Blattpaaren, 12 cm hoch. Int. kürzer und dünner, besonders das erste. — 2. Bl. Größe: 3,2 : 1,2 cm, blaßgelb. — 3. Bl. Größe: 7,0 : 2,2 cm, blaßgelb. — 4. Bl. Größe: 9,5 : 2,4 cm, hellgrün.

Blr. von Bl. 2—4 größer. Bl. 3 u. 4 gleich dick, dicker als Bl. 2. — Gwb. von Bl. 2—4 lockerer und praller. Zn. bei Bl. 3 am größten. Ep.-Zn. hier auch am stärksten gew.

III. Exemplar, Pflanze ohne Kotyledonen und 1. Blattpaar (cons. 3. IX. 13). Mit 3 ausgew. und 2 unausgew. Blattpaaren, 8 cm hoch. Int. kürzer und dünner als bei II. Farbe und Form der Blr. vor dem Cons. wie seither. — 3. Bl. Größe: 3,8 : 1,4 cm, hellgelb. — 4. Bl. Größe: 7,0 : 2,2 cm, hellgelb.

Beide Blr. etwa gleich dick. Gwb. bei Bl. 4 kleinzelliger, lockerer und praller. Ep.-Zn. kleiner und stärker gew. Pal. lockerer und praller.

IV. Exemplar, Pflanze ohne Kotyledonen und 2. u. 3. Blattpaar (cons. 9. IX. 13). Mit 2 ausgew. und 2 unausgew.

Blattpaaren, 5 cm hoch. Int. kaum meßbar. — 4. Bl. Größe: 3,1:1,2 cm, hellgelb. Farbe vor dem Cons. wie seither.

Exempl. V—XII siehe beim Vergleich der Blätter untereinander.

XIII. Exemplar, Pflanze mit spät hypertrophierten, anfangs normalem 1.—4. Blatt (cons. 9. IX. 13). Einer anfangs normalen Pfl. wurde je eins der gegenständigen Blr. genommen, als die 4. Blr. ausgew. waren. Zu gleicher Zeit wurde die Pfl. über dem 4. Bl. geköpft. Sämtliche Blr. auch nach dem Cons. derber, dicker und dunkler grün als bei der norm. Pfl. Sie nahmen alle noch an Größe zu, am wenigsten der Kot. — 1. Bl. Größe: 4,0:0,9 cm. — 2. Bl. Größe: 7,0 : 2,0 cm. — 3. Bl. Größe: 10,5 : 2,7 cm. — 4. Bl. Größe: 12,0 : 3,5 cm.

Blr. fast alle gleich dick. — Gwb. von 1—4 lockerer, überall stark zusammengefallen. Ep. von Bl. 1—4 kleinzelliger. Diff. aber viel geringer als zwischen den entsprechenden Blr. von I. Zn. größer als bei den entsprechenden Blr. dieses Exemplars, bei IV fast ums Doppelte. Die Wellung der Zwde. nimmt ab. Pal. von Bl. 1—3 schmaler, bei Bl. 4. wieder etwas breiter. Differenzierung des Mesophylls im Pal.-Gwb. und Schwp. etwas deutlicher als bei den entsprechenden Blr. von I. Dies gilt auch von allen übrigen hypr. Blr.

V. Exemplar und Vergleich der Kotyledonen untereinander.

V. Exemplar, früh hypertrophierter Kotyledo (cons. 7. IX. 13). Gleich nach dem Keimen wurde 1 Kot. und die Plumula entfernt. Blattkissen des ungestielten Kot. stark angeschwollen. — 1. Bl. Größe: 5,0 : 3,0 cm, schwach sukkulent.

Vergleich der Kotyledonen. XIII nur wenig größer, V fast doppelt so groß als I. Beide fast doppelt so dick wie I. — Gwb. der hyp. Kot. großzelliger, lockerer, grüner und praller, aber immer noch sehr zart; bei XIII alles in geringerem Grade als bei V. Ep.-Zn. der hyp. Kot. weniger gew. als bei den norm. Kot.; bei XIII noch etwas stärker gew. als bei V.

VI. und X. Exemplar und Vergleich der 2. Blätter untereinander.

VI. Exemplar, früh hypertrophiertes 2. Blatt einer anfangs normalen Pflanze (Riesenblatt) (cons. 7. IX. 13). Gegenständiges 2. Bl. entfernt. Die Kot. blieben erhalten. — 2. Bl. Größe: 10,0 : 3,0 cm dicker und dunkler grün als I, 2.

X. Exemplar, früh hypertrophiertes 2. Zwergblatt (cons. 8. IX. 13). Pfl. anfangs behandelt wie Exempl. II. Gegenständiges 2. Bl. entfernt. — 2. Bl. Größe: 5,2:1,4 cm, dicker, dunkler grün als II, 2.

Vergleich von II und I. II kleiner aber etwas dicker als I. Gwb. bei II kleinzelliger, weniger prall und dichter. Ep.-Zwde. besonders unterseits weniger gew.

Vergleich von I, VI und XIII. VI ist am größten, XIII nur wenig größer als I. VI über doppelt so dick als I, VIII nicht ganz so dick. Gwb. bei VI bedeutend lockerer, großzelliger und praller als bei I, aber doch noch stark zusammengefallen. Diff. zwischen XIII und I allemal geringer als zwischen VI und I. Ep. von I über XIII zu VI zunehmend großzelliger, Zwde. derber, stärker und grober gew. Diff. zwischen I und XIII sehr gering. Spaltöffnungen bei XIII weniger häufig seitlich zusammengedrückt als bei VI. Pal. in derselben Reihenfolge breiter, bei den hyp. Blr. dichter als beim norm. Bl.; Atemhöhlen kleiner. Schwp. etwas lockerer.

Vergleich von X und II. Früh hyprt. 2. Zwergbl. fast doppelt so dick als das nicht hyprt. Gwb. mit ähnlichem Diff. wie zwischen VI und I. Diff. der Zellgröße noch größer als dort. Gewebeelemente bei X etwa doppelt so groß als bei II. Ep.-Zwde. nicht stärker gew. Schließzellen der Spaltöffnungen häufig seitlich zusammengedrückt.

Zur Erläuterung der Verhältnisse diene ein Auszug aus der Tabelle.

Exempl.	Größe	Dicke	Ob. Ep.	Breite
I	5,6 : 1,6	25—30	12 + 3	20
II	3,2 : 1,2	35—40	17 + 4	20
VI	10,0 : 3,0	70—75	7 + 2	35 - 40
X	5,2 : 1,4	60—65	8 + 2	40—50

VII. und XI. Exemplar und Vergleich der 3. Blätter untereinander.

VII. Exemplar, früh hypertrophiertes 3. Blatt einer anfangs normalen Pflanze (Riesenblatt) (cons. 7. IX. 13). Gegenständiges 3. Bl. entfernt. Kot. blieben erhalten. — 3. Bl. Größe: 13,5 : 4,5 cm, dicker und grüner als I, 3.

XI. Exemplar, spät hypertrophiertes 3. Zwergblatt (cons. 9. IX. 13). Pfl. anfangs behandelt wie Exempl. III. Gegenständiges 3. Bl. entfernt, als dieses ausgew. war. — 3. Bl. Größe: 5,0 : 2,0 cm, dicker und grüner als III, 3.

Vergleich von I, II und III. Blr. von I—III kleiner. III etwas dicker als I und II. Gwb. bei II und III etwas dichter als bei I, Zn. bei I etwas kleiner. Gwb. von I—III immer weniger prall. Ep.-Zwde. bei III etwas weniger gew. als bei I und II.

Vergleich von VII und XIII mit I. Die Blr. werden von I—XIII—VII größer. Hyprt. Blr. dicker als das norm. Bl. XIII dicker als VII und über doppelt so dick als I. Gwb. der hyp. Blr. großzelliger und lockerer, bei XIII etwas lockerer und kleinzelliger als bei VII. Ep.-Zwde. bei VII und XIII gleich stark, aber stärker gew. als bei I. Spaltöffnungen häufig zusammengedrückt.

Vergleich von XI und III. XI größer und um die Hälfte dicker als III. Anatomische Unterschiede ähnlich wie zwischen VII und XIII. Ep.-Zn. bei XI größer als bei III und ebenso groß wie bei VII. Pal. fast doppelt so breit wie bei III. Ep.-Zwde. ebenso stark gew. Atemhöhlen kleiner.

Exemplar VIII und XII und Vergleich der 4. Blätter untereinander.

VIII. Exemplar, früh hypertrophiertes 4. Blatt einer anfangs normalen Pfanze (Riesenblatt) (cons. 8. IX. 13). Gegenständiges 4. Bl. entfernt. -- 4. Bl. Größe: 11,5 : 3,5 cm, dicker und dunkler grün als I, 4.

XII. Exemplar, spät hypertrophiertes 4. Blatt einer anfangs wie Exemplar III behandelten Pfanze (cons. 9. IX. 13). Gegenständiges 4. Bl. und 3. Blattpaar entfernt. — 4. Bl. Größe: 8,0 : 2,4 cm, wenig dicker und grüner als III, 4.

Vergleich von I—IV. Blr. von I – IV kleiner. I—III etwa gleich dick, IV etwas dünner. Gwb. von I—IV weniger prall, dichter, blasser und kleinzelliger. Ep.-Zwde. allmählich weniger gew. Pal. bei II—IV breiter als bei I.

Die hyp. Blr. verhalten sich wie die hyp. 2. u. 3. Blr. Spät hyprt. Bl. XIII, 4 größer als das früh hyprt. Bl. VIII, 4; die Zellgrößen verhalten sich wie die Größen der Spreite. Pal. bei XIII breiter als bei VIII. Zn. bei XII, 4 doppelt so groß als bei III, 4 und ebenso groß wie bei XIII, 4, Pal. breiter als bei VIII, 4.

Ricinus sanguineus.

Ständig im Gewächshaus kultiviert. Exempl. VII und VIII anfangs im Freien, nach der Op. im Gewächshaus. Die Pfl. entwickelten sich bei der niedrigen Temperatur der Versuchsperiode ziemlich langsam.

I. Exemplar, normale Pfanze (cons. 27. VIII. 13). Mit 4 ausgew. und 3 unausgew. Blr., 45 cm hoch. Int. incl. Hypokotyl 10,0 + 5,0 + 3,0 + 2,5 cm lang; 1. Int. 1,3 cm dick. Farbe der Blr. nach dem Cons. oberseits bräunlich dunkelgrün, unterseits rein dunkelgrün. — 1. Bl. Größe: 10,0 + 7,2 + 7,0 cm, umgekehrt eiförmig, an der Basis stumpfwinkelig eingebuchtet. — 2. Bl. Die 2. Blr. sind noch gegenständig. Größe: 19,0 : 12,0 + 13,0 cm, handförmig gelappt, 7 Lappen, die nach der Seite zu kleiner werden. Blattspitze von der Insertion des Blattstieles 16 cm entfernt. — 3. Bl. Größe: 25,0 : 25,0 + 13 cm. 8 Lappen. — 4. Bl. Größe 27,0 : 31,0 + 11 cm.

Blr. von Bl. 1—4 dünner, besonders vom Kot. zum 2. Bl.; Gwb. kleinzelliger, von Bl. 1 auf 2 lockerer und dann wieder dichter. — Ep. von Bl. 1—4 niedriger, kleinzelliger; Zwde. abgesehen von Bl. 1—2 weniger gew. — Pal. einreihig, aus langen schmalen Zn., häufig schwach gebogen und dicht aneinander gereiht. Sie stehen beim Kot. noch gruppenweise beieinander, während die Atemhöhlen durch Interzellularen untereinander verbunden werden. Am dichtesten stehen die Pal. unter den Drüsenzellen der Ep. Pal.-Zn. von Bl. 1—4 kürzer, schmaler und dichter, Atemhöhlen und Interzellularen immer kleiner. — Schwp. von Bl. 1—4 niedriger, Zn. von Bl. 1 auf 2 weniger verzweigt und lockerer.

II. Exemplar, Pflanze ohne Kotyledonen (cons. 9. IX. 13). Mit 3 ausgew. und 3 unausgew. Blr. Kot. anfangs bis auf $^1/_3$ des einen Kot. entfernt. Pfl. 25 cm hoch. Int. incl. Hypokotyl 4,0 + 2,0 + 2,0 + 2,0 cm lang, 1,0 cm dick. Unt. Int. also um mehr als die Hälfte kürzer wie bei I. Form und Farbe der Blr. wie bei I, Blattstiele dünner. — 2. Bl. Größe: 10,0 : 7.5 + 6,0 cm. — 3. Bl. Größe: 14,0 : 14,5 + 10,0 cm. — 4. Bl. Größe: 16,0 : 18,5 + 9,0 cm.

Blr. von Bl. 2—4 dünner, Gwb. kleinzelliger und dichter, Ep. weniger gew., Pal. kürzer und von Bl. 2 auf 3 auch schmaler. Die Atemhöhlen werden kleiner. Schwp. von Bl. 2—4 niedriger und abgesehen von Bl. 2 auf 3 dichter und weniger verzweigt.

III. Exemplar, Pflanze ohne Kotyledonen und 2. Blätter (cons. 24. IX. 13). Blr. allmählich entfernt. 4. Bl. anscheinend nicht völlig ausgew. Pfl. 12 cm hoch. Int. incl. Hypokotyl 3,5 + 1,0 + 0,5 + 0,7 cm lang, 0,5 cm dick. Die Pfl. scheint, abgesehen von dem stärkeren Hungerzustand, an sich schon schwächer entwickelt zu sein als Exemplar II. Form der Blr. wie seither, Farbe heller grün. — 3. Bl. Größe: 9,0 : 9,0 + 5,0 cm. — 4. Bl. Größe: 7,5 : 8,0 + 3,0 cm.

Bl. 4 wenig dünner als Bl. 3, seine Ep. kleinzelliger, sein Pal.-Gwb. etwas niedriger. Zn. des P.-Gwb. schmaler und dichter gestellt. Schwp. etwas niedriger, dichter und kleinzelliger.

IV. Exemplar, Pflanze ohne Kotyledonen, 2. u. 3. Blatt (cons. 24. IX. 13). Blr. allmählich entfernt. Pfl. 9 cm hoch, mit 1 ausgew. und 2 unausgew. Blr. Int. dünner als bei III. — 4. Bl. Größe: 7,0 : 9,0 + 2,5 cm. Form und Farbe wie bei III.

V. Exemplar, früh-hypertrophierter Kotyledo (cons. 3. X. 13). Gleich nach dem Keimen wurde der andere Kotyledo und die Plumula entfernt. — 1. Bl. Größe: 11,5 : 10,2 + 9,0 cm, dicker und derber als I.

VI. Exemplar, Pflanze mit spät hypertrophiertem 1.—3. Blatt (cons. 24. IX. 13). Eine normale Pfl. wurde geköpft und ein Kot. und ein zweites Blatt entfernt, als das 3. Bl.

ausgew. war. Int. incl. Hypokotyl 11,0 + 6,0 + 4,0 cm lang, 1,6 cm dick. Blr. dunkler grün und derber als bei I, oberseits gelbbraun. — 1. Bl. Größe: 10,0 : 8,5 + 8,0 cm. — 2. Bl. Größe: 21,0 : 27,0 + 14,0 cm. — 3. Bl. 32,0 : 31,0 + 19,0 cm.

Blr. dicker als bei I. Bl. 2 u. 3 gleich dick. — Gwb. von Bl. 1—3 kleinzelliger, dichter, praller und grüner. Ep. bei Bl. 2 niedriger, Zwde. stärker gew. als bei Bl. 1. Pal. bei Bl. 2 u. 3 gleich lang, schmaler und kürzer als bei Bl. 1. P.-Zn. bei allen drei Blättern stark verbogen. Schwp. bei Bl. 2 u. 3 gleich hoch, niedriger, lockerer und stärker verzweigt als bei Bl. 1.

VII. Exemplar (cons. 25. IX. 13). Behandelt wie IV. — 4. Bl. Größe: 6,5 : 7,5 + 5,0 cm. Farbe ober- und unterseits braungrün.

VIII. Exemplar (cons. 25. IX. 13). Anfangs behandelt wie VII. Als die beiden Exempl. ins Gewächshaus kamen, wurde VIII über dem 4. Bl. geköpft. Die 4. Blr. beider Exemplare waren zur Zeit der Op. etwa halb ausgew. und gleich groß. — 4. Bl. Größe 8,5 : 8,5 + 6,5 cm, Form und Farbe wie bei VII. VIII größer und fast doppelt so dick als VII; sein Gwb. großzelliger, lockerer, praller und grüner. Seine Ep.-Zn. fast dreimal so groß, etwas dickwandiger und welliger. Pal. bei VIII fast doppelt so lang und breit als bei VII, im unteren Teil stark verbogen. Schwp. lockerer und doppelt so hoch.

Vergleich der Kotyledonen untereinander.

Die Größe der Spr., die Dicke der Blr., die Größe der Zn. aller Gwb. und die Intensität der Chlorophyllfarbe nimmt von I über VI auf V zu. V ist derber und am Grunde weniger eingebuchtet als I und VI, seine Spr. zeigt viele kleine Aufbeulungen. Ep.-Zwde. bei V und VI etwas dicker, aber nicht welliger als bei I. Unt. Ep. bei V weniger gew. Pal. bei V und VI dichter als bei I; es fehlen die Interzellularen, welche die Atemhöhlen untereinander verbinden (Flsch.) — Pal. bei V stark verbogen.

Vergleich der 2. Blätter untereinander.

Vergleich von II mit I. II kleiner und etwas dicker als I. Form und Farbe bei beiden gleich. Pal.- und Schwp. nehmen in gleichem Maße zu. Gwb. bei II dichter, weniger prall und blasser grün. Ep.-Zwde. bei II weniger gew. Ep.-Zn. gleich groß. Pal. länger und breiter. Schwp. etwas höher, Zn. weniger verzweigt, Interzellularen kleiner.

Vergleich von VI mit I. VI etwas größer, breiter und dicker als I, derber, grüner, oberseits dunkler braun. Das Schwp. schwillt etwas stärker an als das P.-Gwb. Gwb. bei VI lockerer und großzelliger. Ep.-Zn. dickwandiger, Wellung der Zwde. gleich stark. Pal. etwas länger, breiter und praller als bei I. Atemhöhlen kleiner. Pal. stärker verbogen. Schwp. fast um die Hälfte höher.

Vergleich der 3. Blätter untereinander.

Vergleich von I—III. Blr. von I—III kleiner. Form und Farbe der Spr. überall gleich. II etwas dicker als I und III, letztere gleich dick. Nur das P.-Gwb. nimmt an Höhe zu. Gwb. von I—III kleinzelliger, dichter, weniger prall und blasser grün. Unt. Ep. bei III nicht mehr gew. Pal. bei II länger als bei I, bei II und III dichter als bei I. Schwp. überall gleich hoch, von I—III dichter; Zn. von II—III weniger verzweigt, bei II etwas größer als bei I und III.

Vergleich von VI bis I. Diff. ähnlich wie zwischen VI, 2 und I, 2. VI etwas derber, größer, grüner und oberseits brauner, sowie um die Hälfte dicker als I. Sein Gwb. großzelliger, lockerer, grüner und praller. Ep.-Zwde. dicker und stärker gew. Diff. in der Länge der Pal. größer als bei den 2. Blr. Pal. etwa gleich breit und dicht, bei VI stark verbogen. Schw. fast um die Hälfte höher.

Vergleich der 4. Blätter untereinander.

III, 4 bleibt unberücksichtigt. Blr. von I—IV kleiner. Form und Farbe überall gleich. II und IV gleich dick und etwas dicker als I. Bei II verursacht mehr das P.-Gwb., bei IV mehr das Schwp. die Zunahme der Dicke. Gwb. von I—IV dichter, weniger prall und grün. Zn. bei II größer, bei IV kleiner als bei I. Ep.-Zwde. überall nur wenig gew. Pal. von I—IV kürzer, bei II breiter als bei I und IV. Schwp. bei I und II gleich hoch, bei IV etwas höher.

Die Zwergblr. haben meist kleinere Zn. als die entsprechenden weniger stark in Hungerzustand versetzten bezw. norm. Blr. Die Größe der Zn. nimmt aber bei weitem nicht so stark ab wie die Blattfläche. Nur das hyp. Zwergbl. VIII, 4 hat größere Zn., als das entsprechende norm. Bl. I, 4.

Helianthus annuus.

Ständig im Gewächshaus kultiviert.

I. Exemplar, normale Pflanze (cons. 19. VIII. 13). Int. inkl. Hypokotyl 6,0 + 20,0 + 22,0 + 20,0 cm lang, 1 cm dick. — 1. Bl. Größe: 7,0 : 2,7 cm. — 2. Bl. Größe: 12,0 : 6,8 + 7,0 cm, langgestreckt herz- bis eiförmig, grün. — 3. Bl. Größe: 17,0 : 12,0 + 10,0 cm, weniger langgestreckt als Bl. 2. — 4. Bl. Größe: 21,0 : 17,0 + 9,0 cm, abermals weniger langgestreckt als Bl. 3.

Blr. von Bl. 2—4 dünner. Das Schwp., dessen Schichtenzahl von 5 auf 3 abnimmt, erniedrigt sich mehr als das P.-Gwbe. Oberste Schwp.-Schicht stellenweise als Übergangsschicht ausgebildet. — Gwb. von Bl. 1—4 dichter, praller, kleinzelliger und intensiver grün. Ep.-Zwde. gleich stark gew. — Die Pal. nehmen von Bl. 2—4 ab und werden schmaler und kürzer; bei Bl. 2 u. 3 noch gleichmäßig angeordnet, bei Bl. 4 gruppenweise zu 6—10. Ob. Pal.-Reihe bei Bl. 3 u. 4 blasser grün als das übrige Gwb. Schwp.-Zn. von Bl. 2—4 weniger verzweigt.

II. Exemplar, Pflanze ohne Kotyledonen (cons. 18. VIII. 13). Int. 5,0 + 9,5 + 17,5 + 16,0 cm lang, 0,6 cm dick. — 2. Bl. Größe: 6,0 : 2,0 + 2,0 cm, spießförmig, länglich, grün. — 3. Bl. Größe: 9,5 : 6,0 + 4,5 cm, herz- bis eiförmig, grün. — 4. Bl. Größe: 13,5 : 8,5 + 7,0 cm, etwas dunkler grün als Bl. 3.

Bl. 2 u. 3 gleich dick, Bl. 4 etwas dünner. — Gwb. von Bl. 2—4 praller und kleinzelliger von Bl. 2—3 etwas dichter, von Bl. 3—4 wieder lockerer. Ep.-Zn. von Bl. 2—3 stärker, bei Bl. 4 wieder weniger gew. — Pal. von Bl. 2—4 kürzer, unt. Reihe bei Bl. 3 stellenweise garnicht oder wenig typisch ausgebildet. Ob. Pal.-Reihe bei Bl. 4 blasser grün. Schwp. bei Bl. 2 noch etwas quergestreckt; Zn. von Bl. 2—4 weniger gelappt; Gwb. bei Bl 4 etwas lockerer als bei Bl. 2 u. 3.

III. Exemplar, Pflanze ohne Kotyledonen und 2. Blätter (cons. 20. VIII. 13). Int. 3,0 + 5,0 + 9,0 + 8,5 cm lang, 0,5 cm dick. — 3. Bl. Größe: 6,5 : 3,5 + 3,3 cm, länglich eiförmig, grün. — 4. Bl. Größe: 10,0 : 7,0 + 3,5 cm, herz- bis eiförmig, schwacher gezähnt als II, 4.

Bl. 4 dünner als Bl. 3. — Gwb. bei Bl. 4 kleinzelliger, praller und lockerer. Pal. regelmäßiger senkrecht angeordnet, schmaler und kürzer. Ep.-Zwde nicht stärker gew.

IV. Exemplar, Pflanze ohne Kotyledonen und 2. und 3. Blattpaar (cons. 20. VIII. 13). Int. 2,0 + 2,0 + 5,0 + 7,5 cm lang, 0,3 dick. — 4. Bl. Größe: 8,5 : 5,0 + 7,5 cm, Rand garnicht gezähnt, etwas heller grün als III, 4.

V. und VI. Exemplar, sowie Vergleich der 2. Blätter untereinander.

V. Exemplar, früh hypertrophiertes 2. Blatt einer anfangs normalen Pflanze (Riesenblatt) (cons. 20. VIII. 13). Kot. blieben erhalten, gegenständiges 2. Bl. entfernt. — 2. Bl. Größe: 13,5 : 5,7 + 4,5 cm, länglich eiförmig, dicker und derber als I, 2, schmutzig braungrün.

VI. Exemplar, früh hypertrophiertes 2. Zwergblatt (cons. 20. VIII. 13). Gegenständiges 2. Bl. entfernt. — 2. Bl. Größe: 9,3 : 3,5 + 3,0 cm, länglich eiförmig, schmutzig braungrün.

Vergleich von II und I. II nur $^1/_3$ bis $^1/_2$ so groß als I, dünner, Gwb. großzelliger, weniger prall, dichter und blasser grün. Ep.-Zwde. etwas weniger gew. Ob. Pal.-Reihe bei II etwas länger, breiter und dichter, unt. Reihe kürzer und weniger typisch ausgebildet. Schwp.-Schichten bei II um 1—2 Schichten verringert.

Vergleich von V und I. Beide gleich groß. V um $^1/_3$ dicker als I. Gwb. bei V großzelliger, praller und ebenso dicht. Ep. wenig höher, Zn. fast doppelt so groß, Ep.-Zwde. grober, aber nicht stärker gew., Spaltöffnungen seitlich zusammengedrückt. Pal. bei V kaum länger, aber breiter und um 1 Reihe vermehrt. Das Pal.-Gwb. nimmt daher einen größeren Teil des Querschnitts ein. Zn. des Schwp. stärker verzweigt.

Vergleich von VI und II. Diff. ähnlich wie zwischen V, 2 und I, 2. VI größer als II, Ep. großzelliger als selbst bei V. Zwde. nicht stärker gew. als bei II. Pal.-Gwb. bei VI nur zweireihig, untere Reihe wieder typisch ausgebildet, Zn. etwas verbogen.

VII. und VIII. Exemplar und Vergleich der 3. Blätter untereinander.

VII. Exemplar, früh hypertrophiertes 3. Zwergblatt (cons. 25. VIII. 13). Gegenständiges 3. Bl. entfernt. — 3. Bl. Größe: 10,0 : 5,3 + 6,5 cm, schmutzig braungrün, länglich herz- bis eiförmig, dicker und derber als III, 3.

VIII. Exemplar, spät hypertrophiertes 3. Zwergblatt (cons. 25. VIII. 13). Gegenständiges 3. Bl. entfernt. — 3. Bl. Größe: 6,0 : 3,7 + 4,5 cm, schmutzig braungrün, sonst wie VII, 3.

Vergleich von I—III. Blr. von I—III kleiner, von I auf II dünner, von II auf III wieder dicker. Gwb. von I—III dichter, von I—II großzelliger, blasser grün und weniger prall, von II—III wieder etwas kleinzelliger, praller und grüner. — Ep.-Zwde. von I—III schwacher gew. — Pal. von I—II etwas kürzer und breiter, von II—III wieder etwas länger. — Schwp. von I—III höher. Zn. bei II weniger prall, weniger gelappt und blasser grün als bei I und III.

Vergleich von VII und VIII mit III. VII fast doppelt so groß als III, VIII etwa ebenso groß wie letzteres. Hyp. Blr. um $^1/_5$ dicker als das norm. Bl. — P.-Gwb. und Schwp. nehmen bei ihnen in gleichem Maße zu. Gwb. bei VII und VIII großzelliger, praller und dichter als bei III. VIII etwas kleinzelliger und lockerer als VII. Ep.-Zwde. der hyp. Blr. kaum stärker gew. — Ihre Pal. breiter.

IX. Exemplar und Vergleich der 4. Blätter untereinander.

IX. Exemplar, früh hypertrophiertes 4. Zwergblatt (cons. 28. VIII. 13). Gegenständiges 4. Bl. entfernt. — 4. Bl. Größe: 10,0 : 5,5 + 5,5 cm, schmutzig dunkelgrün, dicker und derber als IV, 4.

Vergleich von I—IV. Blr. von I—IV immer kleiner, von I—III dicker, IV wieder etwas dünner. Gwb. von I—IV großzelliger, dichter, weniger prall und blasser grün. Schwp. und P.-Gwb. nehmen im gleichen Maße ab wie die Dicke des Bl. Pal.

von I—IV kürzer und breiter, Zn. des Schwp. stetig weniger gelappt. IV hat im Schwp. 1—2 Schichten weniger. Ep.-Zwde. von I—IV schwacher gew.

Vergleich von IX und IV. IX etwas größer und dicker als IV. Sein Gwb. großzelliger, praller, aber nicht lockerer. Ep.-Zwde. derber, aber nicht stärker gew. Pal. breiter und länger, stärker am Dickenwachstum beteiligt als das Schwp. Ob. Pal.-Reihe blasser grün als das übrige Gwb. Schwp.-Zn. etwas stärker verzweigt.

Ein Auszug aus der Tabelle möge dies veranschaulichen.

Exemplar	Größe	Dicke	Ob. Ep.	Breite
I	21,0 : 17,0	80	30 + 9	6—7
IV	8,5 : 5,0	70—80	20 + 5	12
IX	10,0 : 5,5	100	15 + 2	15

Daniel hat bei seinen Versuchen über Zwergblätter von *Helianthus annuus* die Aushungerung nirgends soweit getrieben, wie es bei meinen Versuchen geschah. Aber auch aus seinen Angaben läßt sich schon erkennen, daß die Zellgröße der Zwergblr. mit der stärkeren Verzwergung zunimmt. Die Blr. des 2. Blattpaares seiner 2. Zwergpflanze sind kleiner als beim 2. Blattpaar der 1. Zwergpflanze. Erstere haben aber um $^1/_3$—$^1/_4$ größere Ep.-Zn. als letztere.

Tropaeolum majus.

Dauernd im Gewächshaus kultiviert.

I. Exemplar, normale Pflanze (cons. 3. VI. 13). Mit 5 ausgew. und 3 unausgew. Blr., 19 cm hoch, 2. Blr. noch gegenständig. — 2. Bl. Größe: 3,5 : 3,2 + 10,5 cm, schildförmig, schmutzig gelbbraun, unterseits schmutzig grün. — 3. Bl. Größe: 3,5 : 3,2 + 15,5 cm, sonst wie Bl. 2. — 4. Bl. Größe: 5,0 : 4,0 + 12,5 cm, etwas dunkler grün als Bl. 3.

Blr. von Bl. 2—4 stetig dünner. Nur das Schwp. nimmt an Höhe ab. Gwb. von Bl. 2—4 praller. Das Schwp. nimmt um 1—2 Zellreihen ab. Ep.-Zn. fast gleich groß, Zwde. von Bl. 2—4 stärker gew. Pal. bei Bl. 3 etwas kleinzelliger als bei Bl. 2 und 4, zugleich auch etwas dichter. Schwp. von Bl. 2—4 kleinzelliger.

II. Exemplar, Pflanze ohne Kotyledonen (cons. 15. VII. 13). Mit 5 ausgew. und 3 unausgew. Blr., 15 cm hoch. — 2. Blr. Größe: 2,0 : 2,2 + 4,5 cm, Form wie bei I, hellgelb. Blattstiel dünner als bei I, 2. — 3. Bl. Größe: 3,5 : 4,5 + 10,0 cm, gelbgrün. Blattstiel etwas dicker als bei Bl. 2. — 4. Bl. Größe: 4,5 : 5,0 + 9,0 cm, etwas dunkler als Bl. 3.

Blr. von Bl. 2—3 dicker, von Bl. 3—4 wieder dünner. — Gwb. von Bl. 2—3 großzelliger, von Bl. 3—4 wieder etwas kleinzelliger, von Bl. 2—3 auch etwas lockerer. — Ep.-Zn. bei Bl. 3

doppelt so groß wie bei Bl. 2, bei Bl. 3 und 4 gleich groß. Die Außenfläche der Ep.-Zn., besonders die der schleimführenden Idioblasten, wölben sich von Bl. 2—4 immer mehr nach außen. Zwde. bei Bl. 3 am stärksten gew. — Pal. bei Bl. 3 etwas länger und breiter als bei Bl. 2 und 4, bei allen drei Blr. gleich dicht gestellt. — Zn. des Schwp. bei Bl. 3 und 4 weniger quergestreckt und stärker verzweigt als bei Bl. 2, Schwp. daher lockerer.

IIa Exemplar (cons. 20. VII. 13). Aus den Kot. wurde auch eins der 2. Blr. entfernt. Das zurückbleibende 2. Bl. ist größer als II, 2. Das darauffolgende 3. Bl. ist kleiner als das 2. Bl., zugleich auch kleiner als II, 3. Die folgenden Blr. sind dann wieder größer. Ähnlich verhält sich das III. Exempl. Vergleiche auch *Lupinus* und *Vicia*.

III. Exemplar, Pflanze ohne Kotyledonen und 2. Blätter (cons. 20. VII. 13). Mit 5 ausgew. und 4 unausgew. Blr., 13 cm hoch. — 3. Bl. Größe: 1,7 : 1,9 + 4,5 cm, hell gelbgrün. — 4. Bl. Größe: 1,4 : 1,6 + 4,5 cm, hell gelbgrün. Bl. 4 also kleiner als Bl. 3; die nächsten Blr. sind wieder größer.

Bl. 4 etwas dünner als Bl. 3. — Gwb. bei beiden sehr wenig prall, bei Bl. 4 aber noch zarter und mehr zusammengefallen als bei Bl. 3. Pal. bei Bl. 4 etwas länger und dichter; Ep.-Zn. größer und stärker nach außen gewölbt, Zwde. nicht stärker gew.

Ein IV. Exemplar wurde versehentlich zu kultivieren vergessen.

V. und VI. Exemplar und Vergleich der 2. Blätter untereinander.

V. Exemplar, früh hypertrophiertes 2. Blatt einer anfangs normalen Pflanze (Riesenblatt) (cons. 1. VI. 13). Gegenständiges 2. Bl. entfernt, die Kot. blieben erhalten. — 2. Bl. Größe: 5,6 : 5,0 + 13,5 cm, dunkler grün und dicker als I, 2, Blattstiel dicker und länger als dort.

VI. Exemplar, früh hypertrophiertes 2. Zwergblatt (cons. 15. VI. 13). 2. Bl. Größe: 2,9 : 3,7 + 0,9 cm, gelbbraun, dicker und derber als II, 2. Spreite schwach verbogen.

Vergleich von II und I. II kaum halb so groß und dünner als I. Sein Gewebe kleinzelliger (nur halb so groß als bei I), dichter, weniger prall, zarter und blasser grün. Ep.-Zwde. weniger gew. Pal. kaum kürzer, aber schmaler. Schwp. niedriger, Zn. weniger verzweigt.

Vergleich von V und I. V über doppelt so groß als I und um die Hälfte dicker. Das P.-Gwb. schwillt stärker an als das Schwp. — Ep.-Zn. größer aber weniger gew. Schleimführende Idioblasten zahlreicher. — Pal. länger, breiter, etwas lockerer und praller, Atemhöhlen größer. Schwp. lockerer und großzelliger. Ob. Reihe bei V in der Nähe der Nerven als Übergangsschicht ausgebildet.

Vergleich von VI und II. Diff. ähnlich wie zwischen V und I. Die Unterschiede der Zellgrößen sind aber beträchtlicher. VI noch etwas dicker als V. Bei VI beteiligt sich fast nur das P.-Gwb. an der Dickenzunahme. Es ist fast dreimal so hoch wie bei II, 2.

Ein Auszug aus der Tabelle möge dies veranschaulichen.

Exemplar	Größe	Dicke	Ob. Ep.	Breite
I	3,5 : 3,2	95	20 + 6	14
II	2,0 : 2,0	80	30 + 9	14
V	5,6 : 5,0	140	11 + 3	20
VI	2,9 : 3,7	150	13 + 3	20

VII. Exemplar und Vergleich der 3. Blätter untereinander.

VII. Exemplar, früh hypertrophiertes 3. Zwergblatt (cons. 22. VII. 13). Größe: 3,7 : 4,0 + 12,0 cm, gelbbraun, etwas dicker und derber als III, 3.

Vergleich von I—III. II etwas größer als I und III. Blr. von I—III dicker. Das Gwb. wird blasser, weniger prall und dichter, von I—II etwas großzelliger, von II—III wieder kleinzelliger. Ep.-Zwde. bei I und II gleich stark, bei III etwas weniger gew. — Pal. von I—III länger, bei II etwas breiter als bei I und III, überall gleich dicht. Schwp. von I—III dichter und weniger prall.

Vergleich von VII und III. VII etwa viermal so groß als III, derber, aber nur wenig dicker. Übrige anatomische Diff. ähnlich wie bei den hyp. 2. Blr. — Ep.-Zwde. bei VII kaum stärker gew. als bei III. Nur die Pal. sind an der Dickenzunahme beteiligt. Schwp.-Zn. etwas stärker verzweigt.

Vergleich der 4. Blätter untereinander.

Blr. von I—III kleiner und dicker, besonders von II—III. Gwb. von I—III großzelliger, dichter, weniger prall und blasser grün, Zwde. immer dünner. Außenflächen der Ep.-Zn. von I—III immer stärker nach außen gewölbt. Zwde. überall gleich stark gew. Pal. bei II und III breiter als bei I, bei III etwas länger als bei I und II. Schwp. bei III höher als bei I und II.

Zur Veranschaulichung diene nachstehende Tabelle.

Exemplar	Größe	Dicke	Ob. Ep.	Breite
I	5,0 : 4,0	80	21 + 6	13
II	4,5 : 5,0	80—85	15 + 5	15
III	1,4 : 1,6	100	14 + 4	15

Lupinus albus.

Dauernd im Gewächshaus kultiviert.

I. Exemplar, normale Pflanze (cons. 15. VIII. 13). Mit 7 ausgew. und 2 unausgew. Blr., 25 cm hoch. Blr. nach dem Cons.

schmutzig dunkelgrün. — 1. Bl. Größe: 2,8 : 3,0 cm (Länge in der Verlängerung des Hypokotyls : Breite, senkrecht zu voriger), Elefantenohr-ähnlich, dickfleischig, braungrün. Übrige Blr. fingerartig zusammengesetzt. Die Teilblättchen werden nach den Seiten hin kleiner. Im Folgenden soll nur die Länge des mittleren Teilblättchens, dessen Breite und die Länge des gemeinsamen Blattstieles angegeben werden. — 2. Bl. 5 Teilblr. Größe: 3,0 : 1,8 + 5,2 cm, verkehrt eiförmig, länglich. — 3. Bl. 5 Teilblr. Größe: 3,7 : 1,7 + 6,5 cm. — 4. Bl. 7 Teilblr. Größe: 4,0 : 2,1 + 9,0 cm. (Näheres über den Kot. siehe beim Vergleich der Kot. untereinander.)

Bl. 2 und 3 gleich dick, Bl. 4 etwas dünner. Gwb., insbesondere das Schwp., bei Bl. 2 u. 4 etwas lockerer als bei Bl. 3. — Bl. 4 etwas kleinzelliger als Bl. 2 u. 3. Ep.-Zn. fast überall gleich groß, bei Bl. 3 etwas größer als bei Bl. 2 u. 4. Die Wellung der Zwde. der ob. Ep. nimmt von Bl. 2—4 zu, desgleichen die Wachsauflagerung. Ep.-Zn. überall schwach nach außen gewölbt. P.-Gwb. aus 3 Reihen. Die unregelmäßig langen Zn. greifen etwas ineinander und werden von Bl. 2—4 etwas schmaler. Das P.-Gwb. nimmt auf Kosten des Schwp. von Bl. 2—4 einen immer größeren Teil des Querschnitts ein, wird aber zugleich wie das Schwp. etwas niedriger. Schwp.-Zn. bei Bl. 4 weniger horizontal gestreckt als bei Bl. 2 u. 3.

II. Exemplar, Pflanze ohne Kotyledonen (cons. 15. VIII. 13). Kot. sofort völlig entfernt. Pfl. mit 4 ausgew. und 2 unausgew. Blr., 16 cm hoch. Hypokotyl dünner als bei I. Form und Farbe der Blr. wie bei I. — 2. Bl. 6 Teilblr. Größe: 2,7 : 1,3 + 4,5 cm. — 3. Bl. 7 Teilblr. Größe: 2,8 : 1,4 + 5,0 cm. — 4. Bl. 7 Teilblr. Größe: 2,6 : 1,5 + 7,5 cm. Mittleres Teilbl. bei allen 3 Blr. fast gleich groß.

Bl. 2 u. 3 gleich dick, Bl. 4 etwa um $^1/_3$ dünner. Ep.-Zn. von Bl. 2—4 größer, Zwde. überall gleich stark gew. Wachsüberzug stärker. Außenfläche der Ep.-Zn. bei Bl. 4 papillenförmig emporgewölbt. Pal. von Bl. 2—4 kürzer und schmaler: Unt. Reihe bei Bl. 3 nicht mehr regelmäßig ausgebildet, bei Bl. 4 überall nur 2 Reihen. Schwp. bei Bl. 3 etwas lockerer, Zn. stärker gelappt als bei Bl. 2; bei Bl. 4 kleinzelliger, etwas dichter und weniger prall als bei Bl. 3.

III. Exemplar, Pflanze ohne Kotyledonen und 2. Blatt (cons. 20. VIII. 13). Mit 3 ausgew. und 2 unausgew. Blr., 14 cm hoch. Farbe der Blr. nach dem Cons. gelbbraun. — 3. Bl. 5 Teilblr. Größe: 2,4 : 1,1 + 3,6 cm. — 4. Bl. 7 Teilblr. Größe: 1,9 : 0,9 + 5,0 cm. 4. Bl. also kleiner als das 3. Bl.

Bl. 4 dünner als Bl. 3, Diff. aber nicht so groß als bei II. Gwb. bei Bl. 4 dichter und weniger prall. Ep.-Zn. bei Bl. 4 größer als bei Bl. 3. Zwde. gleich stark gew. Außenfläche bei Bl. 4 stark gewölbt. P.-Gwb. bei Bl. 4 niedriger als bei Bl. 3; die 3. Reihe fehlt fast völlig und ist bei Bl. 3 nur stellenweise ausgebildet. Pal. bei Bl. 4 schmaler. Ob. Reihen des Schwp. bei Bl. 4 mehr quergestreckt.

IV. Exemplar, Pflanze ohne Kotyledonen und 2. und 3. Batt (cons. 25. VIII. 13). Mit 3 ausgew. und 2 unausgew. Blr., 10 cm hoch. Farbe der Blr. nach dem Cons. gelbbraun. — 4. Bl. 7 Teilblr. Größe: 1,7 : 0,8 + 2,5 cm. — 5. Bl. kleiner als das 4. Bl.

V. Exemplar und Vergleich der Kotyledonen untereinander.

Die Kot. haben 2—4 Reihen unregelmäßig langer Pal., die allmählich in ein ziemlich lockeres Parenchym übergehen. Dieses besteht aus rundlichen Zn., die in der Mitte kein Chlorophyll mehr führen. Ep.-Zwde. beiderseits nicht gew. Durchmesser der Schwp.-Zn. breiter als bei den Pal.-Zn. Spaltöffnungen auf der unt. Ep. weniger zahlreich.

V. Exemplar, früh hypertrophierter Kotyledo (cons. 27. VIII. 12). Der andere Kot. und die Plumula wurden gleich nach dem Keimen entfernt. Form des Kot. wie bei I, aber dicker, dunkler grün und oberseits glänzender. Größe: 3,5 : 3,5 cm, also größer als I, am oberen Ende häufig nach unten zurückgeschlagen. Gwb. großzelliger aber nicht merkbar lockerer. Ep.-Zwde. dicker und nicht gew.

VI., VII. und X. Exemplar, sowie Vergleich der 2. Blätter untereinander.

VI. Exemplar, früh hypertrophiertes 2. Blatt einer anfangs normalen Pflanze (Riesenblatt) (cons. 7. IX. 13). Kot. nicht entfernt. — 2. Bl. 5 Teilblr. Größe: 5,0 : 2,1 + 8,0 cm, dicker als I, schmutzig braungrün.

VII. Exemplar, spät hypertrophiertes 2. Blatt einer anfangs normalen Pflanze (cons. 7. IX. 13). Kot. nicht entfernt. — 2. Bl. 5 Teilblr. Größe: 4,0 : 2,5 + 6,5 cm, gelbbraun.

X. Exemplar, früh hypertrophiertes 2. Zwergblatt (cons. 8. IX. 13). 5 Teilblr. Größe: 3,8 : 1,9 + 4,0 cm, dunkler grün als II, 2.

Vergleich der 2. Blätter untereinander.

Vergleich von I und II. II kleiner und dünner als I. Sein Gwb. dichter und kleinzelliger, Ep.-Zwde. weniger gew. Pal. bei II kürzer und schmaler als bei I; nehmen aber einen größeren Teil des Querschnitts ein. Das Schwp. hat bei II zwei bis drei Schichten weniger als bei I. Seine Zn. sind weniger quergestreckt und weniger gelappt.

Vergleich von VI mit I und von VI mit VII. Früh hypertrophiertes Bl. VI etwa doppelt so groß als I, VII hält zwischen beiden die Mitte. VII fast doppelt so dick; VI nur um die Hälfte dicker als I. Übrige Diff. zwischen den hyp. und norm.

Blr. beim spät hyp. Bl. VII weniger ausgeprägt als bei VI. Die Pal. nehmen bei VII einen größeren Teil des Querschnitts ein als bei VI. Das Dickenwachstum der hyp. Blr. findet fast ausschließlich durch Verlängerung der Pal. statt. Gwb. der hyp. Blr. großzelliger und lockerer. Ihre Ep. etwas höher und besonders bei VI stärker gew. An den Zwd. bilden sich kleine faltenartige Leisten, die hier aber erst wenig ins Innere der Zelle vorspringen; bei IX, 4 sind sie stärker entwickelt. Bei den spät hyprt. Blr. fehlen sie. Schwp.-Zn. stärker verzweigt.

Vergleich von X und II mit VI und I. Früh hyprt. Zwergbl. X größer als II, auch größer als I; dicker als II und etwa ebenso dick wie I; Gwb. lockerer, großzelliger und praller als bei II, auch großzelliger als bei I. Ep.-Zn. fast doppelt so groß als beim Riesenbl. VI. Ep.-Zwde. stärker gew. als bei II. Pal. länger und breiter als bei II und I. Schwp. fast doppelt so hoch als bei II.

Zur Veranschaulichung diene ein Auszug aus der Tabelle:

Exemplar	Größe	Dicke	Ob. Ep.	Breite
I	3,0 : 1,8	130	14 + 1	20
II	2,7 : 1,3	100	17 + 2	18
VI	5,0 : 2,1	160	7 + 1	26
X	3,8 : 1,9	130	9 + 1	22

XI. und XII. Exemplar und Vergleich der 3. Blätter untereinander.

XI. Exemplar, früh hypertrophiertes 3. Zwergblatt (cons. 8. IX. 13). 7 Teilblr. Größe: 3,3 : 1,7 + 3,0 cm, schmutzig braungrün.

XII. Exemplar, spät hypertrophiertes 3. Zwergblatt (cons. 8. IX. 13). 7 Teilblr. Größe: 2,5 : 1,4 + 3,0 cm, gelbbraun.

Vergleich von I—III. Blr. von I—III kleiner und dünner; II und III fast gleich dick. Das Gwb. wird kleinzelliger, dichter, weniger prall und blasser grün. Ep.-Zwde. von I—III weniger gew. und dünner. Das P.-Gwb. nimmt von I—II weniger ab als das Schwp.; von II—III umgekehrt. Bei III fehlt die 3. Reihe des P.-Gwbs. stellenweise ganz oder sie ist kurz und schwp.-ähnlich. P.-Zn. von I—III schmaler. Schwp. bei III nur noch halb so hoch wie bei I. Zn. weniger gelappt.

Vergleich von XI und XII mit III und untereinander. Früh hypertr. Zwergbl. XI bedeutend größer als III, spät hyprt. XII nur wenig größer. Beide etwa 1/3 dicker als III; XII noch etwas dicker als XI. P.-Gwb. bei XII höher. Gwb.-Elemente bei XII nicht so stark in die Fläche gewachsen wie bei XI, wo die Zellen etwa doppelt so groß sind wie bei III. Zn. bei XI fast ebenso groß wie bei I. Gwb. der hyp. Blr. praller, grüner und lockerer als bei I; bei XII alles in etwas geringerem Maße als bei XI.

Ep.-Zn. der hyp. Blr. nicht stärker gew.; Schwp.-Zn. etwas stärker gelappt.

Auszug aus der Tabelle:

Exemplar	Größe	Dicke	Ob. Ep.	Breite
I	3,7 : 1,8	130	13 + 2	20
II	2,8 : 1,4	100	17 + 3	17
III	2,4 : 1,1	90	21 + 3	15
XI	3,3 : 1,7	120	12 + 2	19

VIII. und IX. Exemplar und Vergleich der 4. Blätter untereinander.

VIII. Exemplar, früh hypertrophiertes 4. Blatt einer anfangs normalen Pflanze (Riesenblatt) (cons. 7. IX. 13). Die Kot. blieben erhalten. — 4. Bl. 7 Teilblr. Größe: 6,0 : 3,5 + 11,0 cm, braungrün.

IX. Exemplar, spät hypertrophiertes 4. Blatt einer anfangs normalen Pflanze (cons. 9. IX. 13). Kot. blieben erhalten. — 4. Bl. 7 Teilblr. Größe: 5,0 : 2,2 + 7,0 cm, schmutzig gelbgrün.

Vergleich von I—IV. Blr. von I—IV kleiner. II um etwa $^1/_3$ dünner als I. II und III etwa gleich dick, IV wieder etwas dicker. Gwb. von I—IV kleinzelliger, weniger prall und blasser grün, von I—III auch dichter. Unterschiede zwischen II und III geringer als zwischen I und II. Von III—IV wird das Gwb. wieder etwas großzelliger und lockerer, aber nicht praller und nicht grüner. Ep.-Zwde. von I—IV weniger gew. Die Außenfläche der Ep.-Zn. wölbt sich von II—IV immer stärker papillenartig empor. Pal. von I—III kürzer und schmaler, bei IV wieder länger und breiter. Die dritte Palisadenreihe wird mehr und mehr verkürzt; sie fehlt beim 4. Bl. völlig. Die Zahl der Schwp.-Schichten nimmt ab.

Vergleich von VIII und IX mit I und untereinander. Die 4. Blr. verhalten sich ähnlich wie die 2. Blr. Die Dickenzunahme ist aber größer. Beide hyp. Blr. sind gleich dick, ihr P.-Gwb. gleich hoch. Die leistenartigen Verdickungen der Ep.-Zwde. sind bei VIII stärker entwickelt als bei VI, 2.

Bei einigen hyp. Blr. führten die Teilblättchen keine Variationsbewegungen aus, sondern blieben ständig in Tagesstellung (vergl. *Lupinus Kruikshankii*).

Vicia Faba.

Exempl. I—IV von Mitte April bis Anfang Juni an halbschattigem feuchten Standort kultiviert; Temperatur während der Vegetationszeit relativ warm. Exempl. V und VI von Anfang Juli bis Mitte September an anderem aber ähnlichem Standort kultiviert, so daß sie wohl mit I—IV verglichen werden dürfen.

I. Exemplar, normale Pflanze (cons. 1. VI. 13). Mit 3 ausgew. und 2 unausgew. Blr., 50 cm hoch. Int. 10,0 + 9,0 + 10,0 cm lang, 0,8 cm dick. Als 1. Int. gelte hier der Kürze halber die Strecke vom Boden bis zum 2. Bl. Unterhalb des 2. Bl. finden sich 2 Niederblr. Die Größe der Blr. soll durch die Angabe der größten Länge von der Basis der Fiederblr. bis zur Spitze und durch die Breite an den Stellen der größten Ausbuchtung gekennzeichnet werden. — 2. Bl. Größe: 7,0 : 6,5 + 2,0 cm (+ Länge des gemeinsamen Blattstieles), braungelb, unterseits etwas heller. — 3. Bl. Größe; 9,0 : 7,0 + 2,5 cm. Form und Farbe wie bei Bl. 1. — 4. Bl. Größe: 8,7 : 6,7 + 2,5 cm, sonst wie Bl. 3.

Blr. von Bl. 2—4 dünner. Gwb. bei Bl. 2 u. 3 etwa gleich dicht, bei Bl. 4 etwas dichter, von Bl. 2—4 kleinzelliger. Ep.-Zn. fast gleich groß. Die Wellung der Zwde. nimmt zu. Die Zahl der Spaltöffnungen nimmt schneller zu als die Zahl der Ep.-Zn. im gleichen Gsf. Pal. von Bl. 2—4 schmaler und dichter gestellt, Atemhöhlen kleiner. Schwp.-Zn. bei Bl. 3 u. 4 weniger quergestreckt als bei Bl. 2, zugleich praller, grüner und stärker gelappt, weshalb das Schwp. auf dem Querschnitt lockerer wird. Ob. P.-Zn. bei Bl. 4 blasser grün als das übrige Gwb.

II. Exemplar, Pflanze ohne Kotyledonen (cons. 3. VI. 13). Kot. sofort nach dem Keimen völlig entfernt. Pfl. 23 cm hoch, mit 3 ausgewachsenen und 2 unausgewachsenen Blr. Int. 3,5 + 3,7 + 6,6 cm, die beiden ersten also bedeutend kürzer als bei I. Farbe der Blr. nach dem Cons. graugrün.

2. Bl. Größe: 3,0 : 2,0 + 1,0 cm. — 3. Bl. Größe: 2,8 : 2,0 + 0,8 cm. — 4. Bl. Größe: 2,5 : 2,0 + 1,0 cm.

Blr. von Bl. 2—4 kleiner und dünner. Diff. geringer als bei I. Gwb. von Bl. 2—4 großzelliger, von Bl. 3—4 auch lockerer und praller. — Der Bau von Bl. 2 u. 3 zeigt große Abweichungen von dem der norm. Blr., während er sich bei Bl. 4 wieder mehr dem norm. Typus nähert (siehe Vergl. d. Blr. untereinander). Ep.-Zn. von Bl. 2—4 größer, Zwde. welliger. Die Zahl der Spaltöffnungen nimmt im gleichen Maße ab wie die Zahl der Ep.-Zn. im gleichen Gsf. Der Anteil des P.-Gwbs. am Querschnitt nimmt von Bl. 2—4 zu. Pal. von Bl. 2—4 breiter und praller. Schwp. bei Bl. 2 u. 3 sehr dicht und wenig prall, bei Bl. 4 lockerer, praller, Zn. mehr quergestreckt und etwas stärker gelappt.

III. Exemplar, Pflanze ohne Kotyledonen und 2. Blatt (cons. 1. VI. 13). Auch das 2. Bl. sofort nach dem Keimen entfernt. Pfl. 17 cm hoch mit 3 ausgew. und 1 unausgew. Bl. Int. 3,5 + 3,0 + 2,4 cm lang, 0,3 cm dick; also abermals kürzer als bei III. Farbe der Blr. nach dem Cons. schmutzig dunkelgrün, unterseits heller. Bl. 4 heller als Bl. 3. — 3. Bl. Größe: 3,4 : 2,4 + 0,7 cm. — 4. Bl. Größe: 2,5 : 1,8 + 0,7 cm.

Unterstes Bl. größer als das folgende. Bl. 5 wieder etwas größer als Bl. 4. Beide Blr. etwa gleich dick. Gwb. bei Bl. 4 etwas großzelliger und weniger prall, Ep.-Zwde. etwas stärker gew. Pal. bei Bl. 4 lockerer, unt. Reihe weniger deutlich entwickelt, mehr rundlich, kürzer und dem Schwp. ähnlich. Schwp. bei Bl. 4 zwei bis drei Schichten weniger, Zn. der mittleren Reihen weniger quergestreckt und weniger gelappt.

IV. Exemplar, Pflanze ohne Kotyledonen und 2. u. 3. Blatt (cons. 1. VI. 13). Sämtliche Blr. sofort nach dem Keimen entfernt. Pfl. 13 cm hoch mit einem ausgew. und einem unausgew. Bl. Int. 2,5 + 2,5 + 2,5 cm lang, 0,2—0,3 cm dick. 2. Int. abermals kürzer als bei III. — 4. Bl. Größe: 3,5 : 2,5 + 0,7 cm, schmutzig dunkelgrün.

V. Exemplar und Vergleich der 2. Blätter untereinander.

V. Exemplar, früh hypertrophiertes 2. Zwergblatt (cons. 1. IX. 13). Größe: 5,0 : 3,6 + 1,0 cm, tief schwarzgrün.

Vergleich von I und II. II nur $^1/_4$—$^1/_3$ so groß und um $^1/_3$ dünner als I. Gwb. bei II kleinzelliger, dichter, weniger prall und blasser grün. Die Zellgröße hat aber nicht in gleichem Maße abgenommen wie die Blattfläche. Schließzellen der Spaltöffnungen deutlich kleiner. Pal. kürzer und schmaler als bei I. Die Höhe des P.-Gwb. nimmt stärker ab als die des Schwp. Insbesondere die unt. P.-Reihe wird stark verkürzt und dadurch schwp.-ähnlich. Schwp. niedriger, Zn. weniger quergestreckt, rundlicher und weniger gelappt.

Vergleich von V und II. V größer und dicker als II, auch dicker als I. Bau wie beim normalen Blatt, aber etwas dichter. Unt. Pal.-Reihe wieder typisch entwickelt. Zn. des Schwp. stärker gelappt und weniger rundlich. Gwb. großzelliger als beim norm. Bl., sowie praller und grüner als bei II. Ep.-Zn. dreimal so groß als bei II. Zwde. welliger und dicker. Ep.-Zn. höher als bei II. Pal. doppelt so lang, breiter und praller als bei II. Ob. Reihe blasser grün als das übrige Gwb.

VI. Exemplar und Vergleich der 3. Blätter untereinander.

VI. Exemplar, früh hypertrophiertes 3. Zwergblatt (cons. 1. IX. 13). Größe: 6,0 : 5,0 + 1,3 cm, dunkel braungrün.

Vergleich von I—III. II viel kleiner als I, III wieder etwas größer. II und III um $^1/_3$ dünner als I. Gwb. von I—III dichter und weniger prall. Ep.-Zn. bei II um über die Hälfte kleiner als bei I, bei III wieder etwas größer als bei II. Wellung der Ep.-Zwde. von I—II geringer, bei II und III gleich stark. Pal. von I—III kürzer und schmaler, insbesondere verkürzt sich die unt. Reihe. Schwp.-Zn. bei I noch reich verzweigt und nach allen Richtungen sich erstreckend, bei II und III mehr quergestreckt, geschichtet, kürzer und mehr rundlich.

Vergleich von VI und III. Unterschiede ähnlich wie zwischen V, 2 und II, 2. P.-Gwb. bei VI, 3 stärker in die Länge gewachsen als bei V, 2. Größenunterschied der Zellelemente etwas geringer als bei den 2. Blr.

Vergleich der 4. Blätter untereinander.

II nur $^1/_7$ so groß als I. II und III etwa gleich groß, IV wieder etwas größer. II um $^1/_3$ dünner als I. Von II—IV werden die Blr. wieder dicker. Gwb. von I—III kleinzelliger. Diff. geringer als bei den 3. Blr. Gwb. von I—III dichter und weniger prall, bei IV wieder etwas lockerer und praller (die Zahlen der Tabelle geben allein hier kein richtiges Bild). Ep.-Zn. von I—III kleiner und weniger gew., bei IV etwas großzelliger und ebenso gew. wie bei III. Pal. von I—III kürzer und schmaler; insbesondere verkürzt sich die 2. Pal.-Reihe. Pal. bei IV wieder etwas länger als bei III. Schwp. bei III aus 1—2 Reihen weniger als bei II und I. — IV ähnelt allgemein dem norm. Bl. wieder etwas mehr; es ist aber dünner, kleinzelliger, weniger prall und grün. Die 2. Pal.-Reihe ist nicht ganz so deutlich ausgebildet als beim norm. Bl.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

Die normalen Pflanzen.

Die aufeinander folgenden Blätter einer Pflanze werden bei den meisten Arten größer. Bei *Tropaeolum, Lupinus* und *Vicia* sind die Unterschiede von einem zum andern Blatt nur gering. Die Breite der Blätter nimmt etwas stärker zu, als die Länge. Ihre Gliederung, die Zahnung des Randes, nimmt nach den oberen Blättern hin zu.

Die Farbe der oberen Blätter ist nach dem Cons. dunkler grün. Die Chlorophyllfarbe der unteren Blätter ist häufig ganz verblaßt. Die Dicke der Blätter nimmt ab; doch finden sich auch einige bemerkenswerte Ausnahmen. So sind bei *Calendula* die Blätter 2—4 gleich dick, ebenso bei *Lupinus* Blatt 2 und 3. Bei *Tropaeolum* und *Vicia* nimmt die Dicke der Blätter langsamer ab, als bei den übrigen Pflanzen. Das Schwammparenchym nimmt meist stärker an Höhe ab als das Palisadengewebe (wenn wir zunächst nur Blatt 2—4 betrachten). Bei *Helianthus,* Kürbis und *Tropaeolum* bleibt das Palisadengewebe etwa gleich hoch. Nur bei *Vicia* und *Ricinus* werden Palisadengewebe und Schwammparenchym etwa gleichmäßig niedriger. Auch bei Pflanzen mit sukkulentem Kotyledo nimmt von diesem zum 2. Blatt das Palisadengewebe stark ab, so bei *Cyclanthera,* Kürbis und *Lupinus.* Bei *Helianthus* und *Cyclanthera* vermindert sich zugleich auch die Zahl der Schichten im Schwammparenchym und Palisadengewebe, bei *Tropaeolum* nur im Schwammparenchym.

Das Gewebe wird von Blatt 1—4 fast durchweg kleinzelliger, dichter, praller und grüner. Große Unterschiede zeigen sich besonders bei Kürbis und *Atriplex* Blatt 3 u. 4, während *Lupinus, Tropaeolum* und *Vicia* nur geringe Differenzen aufweisen (großsamige Arten!). Die 3. Blätter von *Lupinus* und *Tropaeolum* haben sogar größere Zellen als die 2. Blr. Die Kotyledonen von Kürbis und *Lupinus* haben kleinere Epidermiszellen als die 2. Blätter (großsamige Arten!).

Die Höhe der Epidermiszellen nimmt von Blatt 1—4 durchweg ab. Vergleicht man die Epidermiszellen der Ober- und Unterseite eines Blattes bezüglich ihrer Größe, so kann man, wenn man zunächst nur Blatt 2—4 berücksichtigt, folgende 3 Gruppen unterscheiden:

1) Die Zellen der unteren Epidermis sind kleiner bei *Atriplex, Calendula, Cyclanthera,* Kürbis und *Ricinus.*

2) Die Zellen sind beiderseits gleich groß bei *Datura, Lupinus* und *Tropaeolum.*

3) Die Zellen der unteren Epidermis sind größer bei *Vicia* und *Helianthus.*

Bei den Kotyledonen ist die untere Epidermis von *Ricinus, Lupinus* und *Calendula* kleinzelliger, bei *Cyclanthera* und *Datura* großzelliger. Bei *Atriplex* und Kürbis sind die Zellen beider Epidermen gleich groß.

Neben diesen Größeunterschieden findet man auch solche der Form, indem nämlich die Zellwände ungleich stark gewellt sind. Auch hier können wir mehrere Gruppen unterscheiden:

1) Die Wellung der Zellwand nimmt von Blatt 1—4 ab bei *Atriplex* und *Datura.*

2) Die Wellung der Zellwand nimmt vom Kotyledo zum folgenden Blatt zu und dann wieder ab bei *Calendula, Cyclanthera,* Kürbis und *Ricinus.*

3) Die Wellung bleibt etwa gleich stark bei *Helianthus* (Blatt 2—4).

4) Die Wellung nimmt von Blatt 2—4 zu bei *Lupinus* (Blatt 1—4), *Tropaeolum* und *Vicia.*

Eine gewisse Beziehung scheint zwischen Zellgröße und Intensität der Wellung zu bestehen. Die kleineren Zellen sind meist weniger gewellt als die größeren. Doch spricht auch der Ernährungszustand des Blattes mit.

Die Zahl der Spaltöffnungen im gleichen Gesichtsfeld ist auf der Unterseite der Blätter immer größer als auf der Oberseite, auch dann, wenn die Zahl der Epidermiszellen kleiner ist, wie z. B. bei *Helianthus.* Nimmt die Zahl der Epidermiszellen zu, so ist dies auch meist bei den Spaltöffnungen der Fall. Die obere und untere Epidermis unterscheiden sich hierbei aber wesentlich voneinander. Meist nimmt die Zahl der Spaltöffnungen von Blatt 1—4 stetig und etwas schneller zu, als die Zahl der Epidermiszellen. Bei *Cyclanthera, Ricinus,* Kürbis und *Lupinus* nimmt sie vom Kotyledo zum 2. Blatt ab und steigt dann wieder. Bei Kürbis und *Lupinus* entspricht dem zugleich eine Abnahme der Zahl der Epidermiszellen vom Kotyledo zum 2. Blatt, während deren Zahl bei *Cyclanthera* gleich bleibt und bei *Ricinus* zunimmt.

Das Palisadengewebe wird fast überall dichter, seine Zellen kleiner und schmaler. Bei *Tropaeolum* wird es von Blatt 2 zu 3 lockerer und dann wieder dichter. Bei *Lupinus* bleibt es von Blatt 2—4 etwa gleich dicht. Die Palisadenzellen sind bei *Tropaeolum* von Blatt 2—4 und bei *Lupinus* Blatt 2 u. 3 gleich groß.

Das Schwammparenchym wird überall von Blatt 1—4 niedriger und kleinzelliger. Die Zellen runden sich mehr und mehr ab. Sind sie bei den untersten Blättern gelappt oder verzweigt, so ist dies bei den oberen meist nicht mehr der Fall. Nur bei *Datura* und *Vicia* nimmt die Verzweigung etwas zu. Deshalb ist bei diesen Arten das Schwammparenchym der oberen

Blätter auch lockerer. Bei *Vicia Faba* wird das Schwammparenchym erst von Blatt 4 ab dichter.

Fast durchweg können wir also folgende Tatsachen feststellen. Die aufeinander folgenden Blätter werden größer und dünner, ihr Gewebe kleinzelliger und dichter. Bei den unteren Blättern werden demnach die Zellteilungen früh sistiert und die Streckung dauert noch längere Zeit an; bei den oberen Blättern gehen die Zellteilungen noch längere Zeit neben der Streckung einher, diese ist aber gegenüber der Zahl der Zellteilungen nicht so groß wie bei den unteren Blättern.

Dose, der allerdings nur den Kotyledo und das erste Primärblatt untersucht hat, machte vielfach dieselbe Beobachtung. So stellte auch er fest, daß die Primärblätter dünner sind und ein kleinzelligeres, dichteres und chlorophyllreicheres Gewebe besitzen als die Kotyledonen. Ferner konnte auch er nachweisen, daß die Palisadenzellen häufig kleiner, kürzer und schmaler werden.

Die hypertrophen Blätter.

A. Die früh hypertrophierten Kotyledonen sind dunkler grün, dicker und meist etwa doppelt so groß als die normalen. Bei *Atriplex, Ricinus* und *Lupinus* sind sie nur um ein Drittel größer.

Nach der Operation richtete sich ihre Spreite häufig in die Verlängerung des Hypokotyls empor. Außerdem erlitt sie auch mannigfaltige Formveränderungen. So rollten sich die Kotyledonen von *Lupinus* und Kürbis nach unten ein, bei *Lupinus* nur mit dem oberen Rande, beim Kürbis mit beiden Seitenrändern. Einer der Kürbiskotyledonen bog sich über die Wunde hinüber, sodaß seine Unterseite nach oben zu liegen kam. Nach einigen Tagen kehrte er wieder in die normale Lage zurück. Der Kotyledo von *Ricinus* war zwischen den einzelnen Blattnerven nach oben aufgewölbt. Die Zunahme der Dicke gegenüber dem normalen Kotyledo beträgt bei *Lupinus* nur $^1/_5$, bei *Atriplex* etwa $^1/_2$, bei *Calendula* $^2/_3$, bei *Cyclanthera* $^3/_4$ von der Blattdicke des normalen Kotyledos. Bei *Datura* und *Ricinus* sind die Kotyledonen doppelt, beim Kürbis sogar $2\,^1/_2$ mal so dick. Das Schwammparenchym schwillt bei den hypertrophen Kotyledonen meist stärker an als das Palisadengewebe; bei *Cyclanthera* gleich stark. Da es schon beim normalen Kotyledo einen größeren Teil des Querschnitts einnimmt als das Palisadengewebe, so trägt es natürlich auch mehr zum Dickerwerden des Kotyledos bei.

Das Gewebe ist überall großzelliger, lockerer, praller und protoplasmareicher. Die Chlorophyllfarbe ist frischer grün und die Chlorophyllkörner häufig größer. Die Zellwände sind dicker und derber, die Zellen des Schwammparenchyms erscheinen meist stärker gelappt oder verzweigt, wodurch bei *Calendula* das Mesophyll des hypertrophen Kotyledos deutlicher in Palisadengewebe und Schwammparenchym geschieden ist als beim normalen Kotyledo, wo die Zellen beider Gewebe einander sehr ähnlich sind.

Die Epidermiszellen erscheinen im Querschnitt höher, im Flächenschnitt großzelliger. Bei *Atriplex*, *Lupinus* und *Ricinus* sind die Zellen etwa um die Hälfte größer, bei *Calendula*, *Datura*, *Cyclanthera* und *Ricinus* etwa doppelt so groß als beim normalen Kotyledo. Bei den 4 letzten vergrößern sich die Zellen der oberen Epidermis stärker als die der unteren. So sind die oberen Epidermiszellen bei Kürbis gegenüber dem normalen Kotyledo viermal so groß, die der unteren nur zweimal so groß. Der durch die Operation hervorgerufene Reiz hat die Zellteilungen bei der oberen Epidermis vielleicht früher sistiert. Die Epidermiszellen sind etwas mehr in die Fläche gewachsen als die Palisadenzellen. Dadurch wurden letztere auseinandergerückt und das Palisadengewebe wurde lockerer. Die stärkere Verzweigung der Schwammparenchymzellen hat die gleiche Wirkung. Die Zellwände der Epidermis sind bei den hypertrophen Kotyledonen meist stärker gewellt; bei *Datura* jedoch weniger. — Zu erwähnen sind hier noch die kollenchymatischen Wandverdickungen bei Kürbis, die uns auch noch bei dessen übrigen hypertrophen Blättern entgegentreten werden. Bei *Cyclanthera* ist in die Haare, deren Fußzellen und in die darunter gelegenen Palisaden mehr Calciumoxalat eingelagert. Die untere Epidermis hat hier deutliche, grüne Chlorophyllkörner.

B. Die spät hypertrophierten Kotyledonen haben sich nur wenig vergrößert. Sie stehen dem normalen Kotyledo näher, als dem früh hypertrophierten. Im Dickenwachstum aber kommen sie letzterem näher, besonders *Datura* und *Cyclanthera*, sowie Kürbis. Schwammparenchym und Palisadengewebe schwellen im Gegensatz zu den früh hypertrophierten Kotyledonen etwa gleich stark an. Das Schwammparenchym hat also beim ausgewachsenen Kotyledo eine geringere Wachstumsfähigkeit als das Palisadengewebe. — Das Gewebe der spät hypertrophierten Kotyledonen ist ebenfalls großzelliger, praller, grüner, protoplasmareicher und lockerer, als bei den normalen Kotyledonen, alles aber in geringerem Grade, als bei den früh hypertrophierten. Die Zellen der oberen und unteren Epidermis werden bei *Calendula*, *Datura*, *Cyclanthera* und Kürbis in gleichem Verhältnis größer.

Bei den früh hypertrophierten Kotyledonen nehmen die Zellen (Epidermiszellen) etwa ebenso stark, vielleicht auch etwas weniger an Größe zu, als die Spreite selbst. Bei den spät hypertrophierten entspricht die Zunahme der Zellgröße etwa der geringen Flächenzunahme der Spreite. Die Zellteilung ist bei ersteren also etwas intensiver gewesen, als beim normalen Kotyledo, die Streckung aber nicht entsprechend größer; bei letzteren kam das nachträgliche Flächenwachstum nur durch die Vergrößerung der einzelnen Zellen zustande.

C. Die früh hypertrophierten Blätter der anfangs normalen Pflanzen (Riesenblätter); die früh hypertrophierten Blätter sind alle größer, dicker, derber und dunkler grün als die entsprechenden normalen. Zum Teil ist die Blattfläche doppelt so groß, *Calendula* 2. Blatt und *Lupinus* 2. u. 4. Blatt, z. T. nur wenig größer wie bei *Calendula, Cyclanthera* und *Helianthus* 4. Blatt.

Die Blattspreiten von *Cyclanthera* und Kürbis sind zwischen den Nerven schwach aufgewölbt. Auch sonst zeigen die Blätter vielfach Formveränderungen; so bei *Tropaeolum*, *Atriplex* und *Datura*. Bei letzterem sind die seitlichen Blattränder wannenförmig nach oben aufgebogen. Die hypertrophen Blätter von *Helianthus* sind sehr brüchig.

Die Zunahme der Dicke ist meist recht beträchtlich. So sind die Blätter von *Calendula, Cyclanthera* und *Datura* 2—3 mal so dick als die normalen. Auffällig ist die geringe Dickenzunahme bei den 2. Blättern von *Helianthus, Lupinus* und *Tropaeolum*, wo die Kotyledonen nicht entfernt worden waren, gegenüber der Zunahme um fast das Doppelte bei *Lupinus* 4. Blatt.

Das Palisadengewebe nimmt meist stärker an Höhe zu, als das Schwammparenchym; bei *Datura* 2. Blatt und Kürbis 3. u. 4. Blatt jedoch weniger. Bei Kürbis und *Cyclanthera*, wo die Kotyledonen an den Exemplaren mit hypertrophen Blättern nicht entfernt wurden, nimmt bei den 2. Riesenblättern das Palisadengewebe noch bedeutend mehr zu, als das Schwammparenchym; bei den 3. u. 4. Blättern kehrt sich das Verhältnis mehr und mehr zugunsten des Schwammparenchyms um. *Lupinus* verhält sich ähnlich. Da das Palisadengewebe beim normalen Blatt höher ist, als das Schwammparenchym, so hat es auch einen größeren Anteil an der Dickenzunahme der hypertrophen Blätter.

Das Gewebe ist bei allen hypertrophen Blättern großzelliger, lockerer, praller und intensiver grün, als bei den normalen Blättern. Die größere Lockerheit des Gewebes kommt dadurch zustande, daß sich die Epidermiszellen stärker nach der Fläche vergrößern, als die Zellen des Mesophylls.

Die Epidermiszellen sind überall höher und in der Flächenansicht größer. Die Differenzen gegenüber dem normalen Blatt sind aber verschieden. Meist sind die Epidermiszellen der hypertrophen Blätter etwa doppelt so groß; bei *Datura* Blatt 3, sowie *Cyclanthera* 3. u. 4. Blatt jedoch nur um die Hälfte größer. In diesen 3 Fällen war der Kotyledo garnicht oder erst sehr spät entfernt worden. Die größten Differenzen finden sich beim Kürbis. Bemerkenswert ist hier auch, daß die Differenzen von Blatt 2—4 immer größer werden. Das 2. hypertrophe Blatt hat noch ebenso große Zellen wie das normale Blatt, beim 3. Blatt sind sie etwa doppelt so groß und beim 4. Blatt sogar viermal so groß, als bei den entsprechenden Blättern der normalen Pflanze. Bei der unteren Epidermis sind die Differenzen allemal noch etwas größer, sodaß das 4. hypertrophe Blatt auf der unteren Epidermis größere Zellen besitzt, als auf der oberen. Bei der normalen Pflanze war es umgekehrt. Bei allen 3 Exemplaren des Kürbis waren die Kotyledonen nicht entfernt worden.

Die Zellwände der Epidermiszellen sind fast überall stärker gewellt und dicker als bei den normalen Blättern, mit Ausnahme von *Tropaeolum* 2. Blatt, *Helianthus* und *Atriplex*. Bei *Atriplex, Lupinus* und Kürbis sind die Zellwände kollenchymatisch verdickt, dies besonders in der Nähe der Spaltöffnungen. — Die Schließzellen der Spaltöffnungen sind bei *Atriplex, Datura* und Kürbis deutlich größer. Häufig sind sie auch von der Seite her zusammengequetscht, so bei *Calendula, Cyclanthera* und Kürbis. Die Zahl der Spaltöffnungen im Gesichtsfeld verhält sich wie die Zahl der Epidermiszellen. Es kommen daher bei den hypertrophen Blättern weniger Spaltöffnungen auf die gleiche Fläche, als bei den normalen.

Das Palisadengewebe hat bei *Helianthus* 2. Blatt eine Zellreihe mehr. Seine Zellen sind häufig sichelförmig gebogen oder der Länge nach zusammengedrückt, wie bei *Cyclanthera, Datura* und *Helianthus*. — Die Zellen des Schwammparenchmys sind bei *Atriplex, Datura, Helianthus, Lupinus* und Kürbis stärker gelappt bezw. verzweigt.

Vergleichen wir nun die Vergrößerungen, welche die Epidermiszellen in der Fläche erfahren haben, mit derjenigen der Blattspreite, so können wir 3 Gruppen unterscheiden:

1) Die Zellgröße nimmt nicht so stark zu wie die Blattfläche: bei *Calendula* 2. Blatt, *Cyclanthera* 3. Blatt, *Tropaeolum* 2. Blatt. Hier blieb allemal der Kotyledo dauernd erhalten. Bei *Tropaeolum* nimmt die Blattfläche etwa um das Vierfache zu, die Zellgröße nur um die Hälfte.

2) Die Zellgröße nimmt etwa ebenso stark zu wie die Blattfläche: bei *Calendula* 3. Blatt, *Cyclanthera* 2. u. 4 Blatt, *Datura* 3. Blatt, *Lupinus* 2. u. 4. Blatt. Es handelt sich hier meist um Exemplare, bei denen der Kotyledo dauernd oder doch noch längere Zeit nach der Operation erhalten blieb.

3) Die Zellgröße nimmt stärker zu als die Blattfläche: bei *Atriplex* 2. u. 3. Blatt. Hier nimmt beim 2. Blatt die Zellgröße ums Doppelte, die Blattfläche nur um die Hälfte zu. Ferner bei *Calendula* 4. Blatt, wo im Gegensatz zu den 2. u. 3. Blättern die Kotyledonen sofort nach der Operation entfernt wurden. Hier ist wie bei *Helianthus* 2. Blatt die Blattfläche kaum größer als beim normalen Blatt, die Zellen sind aber doppelt so groß.

Bei der ersten Gruppe fanden relativ mehr Zellteilungen statt, als bei den entsprechenden normalen Blättern; bei der 2. Gruppe etwa ebenso viele und bei der 3. relativ weniger. In den höheren Gruppen werden die Zellteilungen früher sistiert, als in den niederen; die Streckung aber wird gegenüber der Zahl der Zellteilungen immer mächtiger.

D. Die spät hypertrophierten Blätter der anfangs normalen Pflanzen sind nach der Operation zwar nur noch wenig in die Fläche gewachsen; dafür sind sie aber noch recht beträchtlich dicker geworden als die normalen, häufig sogar noch dicker als die früh hypertrophierten Blätter (z. B. Kürbis, *Cyclanthera* und *Lupinus* 2. Blatt). — Das Palisadengewebe schwillt dabei viel stärker an, als das Schwammparenchym.

Ihr Gewebe ist nicht ganz so locker und großzellig, wie das der früh hypertrophierten Blätter. Bezüglich Chlorophyllfarbe, Prallheit der Zellen und Wellung der Epidermiszellwände halten sie etwa die Mitte zwischen den normalen und den früh hypertrophierten Blättern. — Die Epidermiszellen sind etwa in gleichem Maße größer geworden wie die Spreiten. Zellteilungen fanden demnach nach der Operation keine mehr statt, und das Blatt wuchs nur noch dadurch, daß sich seine Zellelemente streckten.

Im wesentlichen decken sich meine Resultate mit denen von Voechting, Daniel, Schulte, Schröder und Mathuse. Sie fanden alle bei ihren hypertrophen Blättern eine starke Vergrößerung der Spreite. Bei den spät hypertrophierten Blättern von Sträuchern und Bäumen stellte auch Daniel eine nur geringe Flächenzunahme und starkes Dickenwachstum fest. Voechting, Daniel und Schulte stimmen mit mir auch darin überein, daß hauptsächlich die Palisaden durch ihre Verlängerung das Anschwellen der Blattdicke bewirken. Größere Lockerheit des Gewebes, stärkere Wellung der Epidermiszellen und Vergrößerung der Zellelemente geben auch Daniel und Mathuse für ihre hyertrophen Blätter an.

E. Die früh hypertrophierten Zwergblätter sind durchweg größer und derber als die nicht hypertrophierten. Einige sind etwa doppelt so groß, so z. B. *Atriplex* 4. Blatt, *Calendula* 2. Blatt u. 3. Blatt. Häufig ist das hypertrophe Zwergblatt ebenso groß geworden wie das entsprechende normale Blatt, so bei *Calendula* 2. Blatt, *Datura* 2. Blatt, *Lupinus* 2. u. 3. Blatt, *Tropaeolum* 2. u. 3. Blatt, Kürbis 3. Blatt.

Die hypertrophen Zwergblätter sind meist auch dicker als die nicht hypertrophen. Einige sind etwa doppelt so dick, so z. B. *Calendula* 2. Blatt, *Datura* 3. Blatt, *Tropaeolum* und *Vicia Faba* 2. Blatt. Andere sind nur wenig dicker geworden. So ist z. B. Kürbis 3. Blatt nur um $^1/_4$, *Lupinus* 2. u. 3. Blatt um $^1/_3$, *Helianthus* 3. Blatt um $^1/_5$ dicker als das nicht hypertrophe Zwergblatt. Viele hypertrophe Zwergblätter sind beinahe ebenso dick wie die Riesenblätter. Bei *Vicia* 2. Blatt und *Datura* 3. Blatt sind sie sogar noch etwas dicker als diese. Palisadengewebe und Schwammparenchym schwellen bei der Mehrzahl dieser Blätter gleich stark an. In einigen Fällen nimmt das Palisadengewebe stärker zu, so bei *Datura* 2. Blatt, *Helianthus* 3. u. 4. Blatt, *Tropaeolum* 2. u. 3. Blatt, *Vicia* 3. Blatt. Da das Palisadengewebe schon bei den Zwergblättern vielfach höher ist als das Schwammparenchym, so hat es auch einen größeren Anteil an der Zunahme der Blattdicke der hypertrophen Blätter.

Die Epidermiszellen sind allgemein größer als bei den nicht hypertrophierten Zwergblättern. Die Differenzen sind aber sehr ungleich groß. Bei *Calendula* 3. Blatt, *Datura* 3. Blatt, *Helianthus* 3. u. 4. Blatt und *Vicia* 3. Blatt sind die Zellen um

$^1/_3$—$^1/_2$ größer. Meist sind die Zellen aber 2—3 mal so groß. Gegen die oberen Blätter der Pflanze hin werden die Differenzen zwischen den entsprechenden Blättern kleiner *(Helianthus*, *Tropaeolum* und *Vicia)*. Die Zellen der oberen Zwergblätter sind selbst schon sehr groß und können daher nicht mehr viel größer werden. — Da die nicht hypertrophen Zwergblätter, wie wir noch sehen werden, meist größere Epidermiszellen haben, als die entsprechenden normalen, so muß der Unterschied der Zellgröße zwischen den hypertrophen Zwergblättern und den normalen Blättern noch größer sein als der zwischen hypertrophen und nicht hypertrophen Zwergblättern. Dies geht auch aus den Tabellen deutlich hervor. Nur bei *Lupinus* 3. Blatt und bei *Vicia* 2. u. 3. Blatt sind die Zellen der normalen Blätter und der hypertrophen Zwergblätter etwa gleich groß. (!) Die Zellen der Riesenblätter sind meist nicht viel größer als die der hypertrophen Zwergblätter. Bei *Datura* 2. Blatt und *Helianthus* 2. Blatt haben letztere sogar größere Zellen. Dies ist um so bemerkenswerter, als die Blattfläche der Riesenblätter oft um ein Vielfaches größer ist als die der hypertrophen Zwergblätter.

Die Palisadenzellen der hypertrophen Zwergblätter sind fast überall breiter als bei den nicht hypertrophen, häufig auch breiter als bei den normalen Blättern.

F. Die spät hypertrophierten Zwergblätter. Soweit sich aus dem geringen Material erkennen läßt, verhalten sich diese gegenüber den früh hypertrophierten Zwergblättern ähnlich wie die spät hypertrophierten anfangs normalen Blätter gegenüber den früh hypertrophierten anfangs normalen Blättern.

Die Zellgröße der hypertrophen Zwergblätter nimmt gegenüber den nicht hypertrophen meist in gleichem Maße zu wie die Blattfläche. Es haben daher bei beiden Blättern gleichviel Zellteilungen stattgefunden und die hypertrophen Blätter wurden nur in dem Maße größer, als sich ihre Zellen streckten. Bei den normalen Blättern fanden auf der gleichen Blattfläche mehr Zellteilungen statt als bei den hypertrophen Zwergblättern; bei letzteren war aber mit Rücksicht auf die Zahl der Zellteilungen die Streckung intensiver. Nur bei *Vicia, Lupinus* und *Tropaeolum* dauerten auch in den hypertrophen Zwergblättern die Zellteilungen länger an. Bemerkenswert ist, daß diese 3 Pflanzen mehr oder minder große Reservestoffmengen in ihren Kotyledonen besitzen. — Die Zellen der Riesenblätter haben sich wesentlich stärker gestreckt als die der normalen, meist auch ebenso stark wie die der Zwergblätter. Da die Zwergblätter aber mehrmals kleiner sind als die Riesenblätter, so fanden bei ihnen insgesamt doch viel weniger Zellteilungen statt.

Die Zwergpflanzen.

Es kommen hier im wesentlichen nur die „Pflanzen ohne Kotyledonen“ und „ohne Kotyledonen und 1. Blatt“ in Betracht. — Die Pflanzen sind um so kleiner und zwerghafter, je mehr Blätter entfernt werden. Ihre Internodien werden immer kürzer und dünner. Am stärksten verkürzt sich allemal das Internodium, welches auf das zuletzt entfernte Blatt folgt.

Die aufeinander folgenden Blätter eines jeden Exemplares werden meist größer. Bei *Cyclanthera, Lupinus, Tropaeolum* und *Vicia* sind die 2. Blätter, die an jeder Zwergpflanze überhaupt vorhanden sind, kleiner als die ersten. Die folgenden Blätter sind dann wieder größer. Bei *Vicia* ist auch an normalen Pflanzen das 4. Blatt häufiger kleiner als das 3. Blatt. In allen 3 Fällen handelt es sich um Pflanzen mit großen reservestoffhaltigen Kotyledonen. Die untersten, größeren Blätter scheinen den folgenden kleineren Blättern die bereits vor der Operation in den Keimling eingewanderten Nährstoffe wegzunehmen. — Abgesehen von diesen Fällen nimmt die Blattfläche der aufeinander folgenden Blätter schneller an Größe zu als bei der normalen Pflanze. Vielleicht ist das Wachstum der unteren Blätter durch den Verwundungsreiz sistiert worden. Darauf deutet auch die Tatsache hin, daß die Blattstiele der jeweils untersten Blätter am stärksten verkürzt sind. — Die Chlorophyllfarbe der unteren Blätter ist nach dem Konservieren stärker verblaßt als die der oberen. Am frischen Material waren keine Farbenunterschiede zu erkennen.

Die Dicke der aufeinander folgenden Blätter nimmt meist ab. Auch hier machen die Pflanzen mit großen Kotyledonen, wozu noch *Helianthus* kommt, eine Ausnahme. So ist bei *Tropaeolum* Blatt II, 3 dicker als Blatt II, 2 und bei *Vicia* ist Blatt III, 4 dicker als III, 3. Die übrigen Blätter der ebengenannten Spezies bleiben teilweise gleich dick. — Wenn die Blätter dünner werden, nimmt das Palisadengewebe meist stärker ab als das Schwammparenchym; doch kommen davon die mannigfachsten Abweichungen vor.

Bevor wir die „entsprechenden Blätter“ der normalen und der Zwergpflanzen untereinander vergleichen, wollen wir noch, ähnlich wie es bei den normalen Pflanzen geschah, die anatomischen Verhältnisse der aufeinander folgenden Blätter eines jeden Exemplars vergleichen. Am meisten Interesse bietet die Größe der Gewebeelemente. Dabei wollen wir uns auch diesmal an die Epidermiszellen halten.

Einige Pflanzen, z. B. *Helianthus, Ricinus, Atriplex, Datura* und Kürbis, verhalten sich wie die normalen Pflanzen, d. h., die Zellen der aufeinander folgenden Blätter werden kleiner. In diesen Fällen werden die Zellen aber meist nicht in gleichem Verhältnis kleiner wie bei den normalen Pflanzen. Bei Kürbis sind die Differenzen von Exemplar IV nur gering. Bei *Vicia Faba,* Exemplar II und III, *Cyclanthera* III, *Tropaeolum* und *Lupinus* III werden die Zellen größer. (!) (Abermals gesellen sich also die Pflanzen mit großen Kotyledonen in eigentümlicher Weise zusammen). Dies ist um so auffallender, als ja, wie bereits bemerkt, bei diesen Arten die aufeinander folgenden Blätter anfangs kleiner werden. Es müssen hier also bei den zweiten Blättern bedeutend weniger Zellteilungen stattgefunden haben als bei den untersten Blättern und die Streckung der Zellelemente muß bedeutender gewesen sein. *Vicia* veranschaulicht das am besten.

Das Gewebe der untersten Blätter ist meist stark zusammengefallen und erscheint daher dichter als das der folgenden Blätter. Zum Teil mag aber auch das Ausbleiben der Streckung infolge des Wundreizes dazu die Veranlassung geben. Bei den Pflanzen mit großen Kotyledonen, auch bei *Ricinus* und Kürbis, ist das Gewebe der unteren Blätter praller und weniger zusammengefallen als das der oberen. Das Gewebe der aufeinander folgenden Blätter wird daher bei diesen Pflanzen dichter.

Wir vergleichen nun noch die „entsprechenden Blätter" der Zwergpflanzen und der normalen Pflanzen untereinander. Die Blätter werden von Exemplar I—IV fast bei allen Arten kleiner. Sie werden also um so kleiner, je stärker ausgehungert sie sind. *Tropaeolum* und *Vicia* sowie *Lupinus* verhalten sich etwas abweichend (!). Bei *Lupinus* sind die Blattgrößenunterschiede deutlich geringer als bei den übrigen Arten (I, 2—II, 2 und I, 3—II, 3). Bei *Tropaeolum* nehmen die 3. Blätter von Exemplar I—II zu. Die 4. Blätter sind bei Exemplar I--II gleich groß. Bei *Vicia Faba* werden die Blätter II, 3 u. III, 3 und von III, 4—IV, 4 größer. Die Blätter werden also allemal dann größer als die entsprechenden der vorhergehenden Exemplare, wenn sie zum untersten Blatt der Zwergpflanze werden. Damit fällt dann auch die Konkurrenz der bei den vorhergehenden Exemplaren voraufgehenden Blätter weg, und die untersten Blätter können jetzt alle die Nährstoffe für sich beanspruchen, die vom Kotyledo bereits vor der Operation in den Keimling gelangt waren.

Die Gliederung der Blätter, die Zahnung des Randes und eine evtl. Einbuchtung des Blattgrundes verschwindet mit der Zwerghaftigkeit mehr und mehr. Die Chlorophyllfarbe wird blasser, das Gewebe weniger prall und meist auch dichter. Bei *Datura* II, 3—III, 3 und II, 4—IV, 4, bei Kürbis I, 4—V, 4 und bei *Lupinus* III, 4—IV, 4 wird das Gewebe etwas lockerer.

Wider Erwarten werden die Blätter bei gleichzeitiger Verkleinerung der Spreite vielfach dicker. Das gilt besonders von den Arten mit kleinem Samen *(Atriplex, Calendula, Datura* und *Cyclanthera),* aber auch von *Ricinus.* Bei Pflanzen mit größerem Samen werden die Blätter anfänglich dünner. Je stärker aber der Hungerzustand ist, in den die Blätter versetzt wurden, umso mehr nähern sie sich in ihrem Verhalten den übrigen Arten. Besonders Kürbis zeigt das deutlich. Seine 2. u. 3. Blätter werden ständig dünner, seine 4. Blätter ständig dicker. — Werden die Blätter dünner, so nimmt das Schwammparenchym meist stärker ab als das Palisadengewebe. *Lupinus* verhält sich von II, 3—III, 3 und III, 4—IV, 4 umgekehrt. Werden die Blätter dicker, so schwillt das Palisadengewebe stärker an als das Schwammparenchym. Dieses gegensätzliche Verhalten wird dadurch hervorgerufen, daß bei den stärker ausgehungerten Blättern die Interzellularen sich stark verkleinern, wodurch allein das Schwammparenchym sehr stark zusammensinkt. Wenn nun trotzdem in einigen Fällen die Höhe des Schwammparenchyms zunimmt, so beweist das, daß dessen Zellen größer werden. — In einigen Fällen verringert sich die Anzahl der Schichten des Mesophylls; so bei *Vicia* und *Helianthus* 4. Blatt und bei *Lupinus* 2. Blatt im Palisadengewebe. Sind mehrere Palisadenreihen vorhanden, so verkürzen sich oft nur die unteren Reihen, während die oberen länger werden. *(Lupinus* und *Helianthus.)*

Die Wellung der Epidermiszellwände wird mit der stärkeren Zwerghaftigkeit geringer. Beim Kürbis jedoch tritt bei den 4. Blättern die Wellung erst allmählich auf. Die Intensität der Wellung scheint neben der Ernährung auch von der Größe der Zellen abzuhängen, insofern die Zellwände um so stärker gewellt sind, je größer und besser ernährt die Zelle ist. Bei unseren Versuchen wirken allerdings diese beiden Faktoren meist in entgegengesetzter Richtung.

Die Größe der Zellen der entsprechenden Blätter verhält sich meist umgekehrt wie die Größe der Spreiten. Während die Blätter kleiner werden, nimmt die Größe der Zellen zu. Zum Teil werden die Zellen wohl auch kleiner, aber doch immer in geringerem Maße als die Blattflächen. Letzteren Fall zeigen alle großsamigen Arten, ersteren mehr die kleinsamigen. Demnach müssen bei den Zwergblättern nicht nur relativ (zur Blattgröße), sondern auch absolut weniger Zellteilungen stattgefunden haben. Sie müssen früher beendet gewesen sein als beim normalen Blatt, wo sie noch eine zeitlang neben der Streckung einhergehen. Besonders anschauliche Beispiele bieten die 4. Blätter fast aller Arten.

Außer den im Vorausgehenden besprochenen Arten wurden noch folgende weitere Arten kultiviert und auf gleiche Weise behandelt, aber nicht näher anatomisch untersucht: Baumwolle, *Collinsia bicolor, Convolvulus tricolor, Datura tatula, Fagopyrum, Lampsana communis, Lupinus kruikshankii, Omphalodes, Phaseolus fuscus,* Radieschen, *Raphanus caudatus, Silybum marianum, Sinapis alba, Soya hispida, Tagetes patula,* Treibgurke und *Xanthium strumarium.* Diese Arten verhielten sich ähnlich wie die übrigen. Einige erwähnenswerte abweichende Ergebnisse mögen aber noch kurz hier angeführt werden.

Bei hypertrophen Blättern (Riesenblätter und auch hypertrophe Zwergblätter) waren die Ausbuchtungen des Randes weit geringer als bei den normalen Blättern. Die Buchten waren also infolge der Hypertrophie ausgefüllt worden (*Sinapis alba*).

Hypertrophe Teilblättchen von *Lupinus kruikshankii* und

L. albus führten keine Schlafbewegungen mehr aus, sondern verblieben dauernd in der Tagesstellung.

Bei einigen Keimlingen, die der Kotyledonen teilweise oder dauernd beraubt wurden, trieb das erste Internodium schneller aus als bei unverletzten Exemplaren. Die Internodien der operierten Pflanzen eilen also im Längenwachstum voraus Dies konnte bei *Tagetes, Collinsia* und *Phaseolus fuscus* beobachtet werden. Ähnliche Erscheinungen findet man bei *Sinapis, Lampsana* und *Omphalodes.* Wenn man diesen einen Kotyledo wegnimmt, so wächst der andere viel schneller heran als an der normalen Pflanze. Bei *Tropaeolum* treiben die auf die Primärblätter folgenden Blätter schneller aus, wenn man erstere entfernt.

Tabellen.

Datura quercifolia.

		Größe	Dicke	Pal.	Schw. P.	Ob. Ep.	Unt. Ep.	Zahl	Breite	
I	1	4,0 : 0,8	120	45	60	13 + 3	10 + 3	40	22	
	2	7,5 : 3,2	100	40 - 45	40 – 45	16 + 5	16 + 5	60	18	
	3	10,0 : 7,0	100	35 40	40 - 45	24 + 5	23 + 8	83	15	
	4	12,5 : 9,5	85—90	35–40	30 - 35	28 + 5	28 + 10	88	15	
II	2	5,0 : 2,0	100	35—40	40 – 45	14 + 4	14 + 5	46	20	
	3	8,0 : 4,0	90 – 95	40 – 45	40	21 + 4	20 + 6	57	17	
	4	8,3 : 5,0	85—90	35—40	35 – 40	30 + 6	31 + 12	95	11	
III	3	5,2 : 2,4	90	40	35 – 40	17 + 3	18 + 4	38	20	
	4	6,5 : 3,7	85 – 90	35 – 40	35 - 40	26 + 6	26 + 11	76	15	
IV	4	5,3 : 2,5	90	35 – 40	35 – 40	20 + 4	21 + 9	60	16	
V	1	6,5 : 1,3	250	90—100	140	7 + 2	6 + 2	19	35	fr. op. I
VI	2	11,0 : 5,0	190—200	65—70	90 – 100	10 + 3	10 + 3	29	25	fr. op. I
VII	3	15,0 : 10,0	140 – 150	50 – 60	50 – 55	12 + 2	13 + 5	36	23	fr. op. I
VIII	1	4,5 : 1,0	230	80 – 90	130	10 + 2	9 + 2	22	30	sp. op. I
	2	9,0 : 4,0	160	70—80	70—75	12 + 3	12 + 5	35	21	sp. op. I
	3	14,0 : 9,5	170	65 – 75	75—80	14 + 3	14 + 5	44	20	sp. op. I
IX	2	7,0 : 2,3	170 – 180	75—85	80	9 + 1	9 + 3	20	30	fr. op. II
X	3	7,0 : 3,3	170—175	70—75	75	14 + 3	15 + 5	33	22	fr. op. III
XI	3	7,3 : 3,2	150	60 – 65	70	15 + 2	15 + 4	35	20	sp. op. III
	4	9,0 : 5,0	170 – 180	70—80	65 – 70	13 + 3	13 + 5	40	20	sp. op. III
				II			A		II	

Atriplex hortense.

		Größe	Dicke	Ob. Ep.	Unt. Ep.	Zahl	Breite	
I	1	4,3 : 0,9	70—75	8 + 2	8 + 2	13	35	
	2	6,0 : 3,5	45 – 50	22 + 6	27 + 9	25	27	
	3	8,5 : 5,7	40 – 45	26 + 6	25 + 8	45	18	
	4	9,0 : 6,5	30—33	43 + 7	45 + 12	70	15	
II	2	2,5 : 1,2	50—60	17 + 5	22 + 7	25	30	
	3	3,5 : 2,5	45	18 + 5	18 + 6	25	25	
	4	6,0 ; 3,8	30 - 35	23 + 5	22 + 6	39	22	
III	3	2,0 : 1,3	40—45	16 + 5	17 + 6	27	25	
	4	3,0 : 2,3	30	22 + 5	22 + 5	35	22	
IV	4	2,0 : 1,2	25—30	18 + 5	19 + 6	35	20	
V	1	4,8 : 1,2	100 – 110	6 + 2	6 + 2	10	35	fr. op. I
VI	2	7,0 : 4,5	70	13 + 4	15 + 5	22	30	sp. op. I
VII	3	9,0 : 7,5	60	13 + 3	13 + 4	20	30	fr. op. I
VIII	3	5,5 : 4,0	70	10 + 3	10 + 3	16—17	32 – 35	fr. op. II
IX	4	13,0 : 10,0	45 – 50	16 + 4	16 + 5	26	25	fr. op. I
X	4	8,5 : 7,2	50	14 + 2	15 + 4	28	28	fr. op. III
XI	4	3,3 : 1,8	45—50	8 + 2	8 + 3	15	40	fr. op. IV
			I		A		II	

Kürbis.

		Größe	Dicke	Pal.	Schw. P.	Ob. Ep.	Unt Ep.	Zahl	Breite	
I	1	8,0 : 4,5	200	60—70	110—120	20 + 6	19 + 4	26	20	
	2	10,5 : 17,0	80	20 + 15 = 35	30	13 + 3	14 + 5	26	17	
	3	14,5 : 21,0	70	20 + 13 = 33	20	17 + 4	23 + 6	47	13	
	4	14,0 : 19,0	60	20 + 10 = 30	15	40 + 6	52 + 13	73	9	
II	1	9,5 : 5,3	310	70—75	200 - 220	14 + 3	13 + 2	16	25	
	2	7,5 : 9,5	75	20 + 10 = 30	30	13 + 3	14 + 4	26	18	
	3	9,0 : 14,0	70	20 + 10 = 30	25	19 + 4	22 + 5	44	13	
	4	10,0 : 16,0	60	15 + 10 = 25	15—18	34 + 5	39 + 9	52	10	
III	2	4,5 : 6,7	70	20 + 15 = 35	20	23 + 4	17 + 4	30	19	
	3	5,5 : 8,0	65	20 + 15 = 35	20	24 + 4	21 + 6	42	13	
	4	7,3 : 10,5	63	20 + 11 = 31	20	26 + 7	32 + 12	49	10	
IV	3	6,0 : 9,0	80	25 + 20 = 45	23	22 + 5	25 + 7	40	13	
	4	6,5 : 9,5	70	23 + 13 = 36	20 - 23	23 + 5	28 + 7	35	15	
V	4	6,5 : 7,5	110	45 + 25 = 70	30—35	15 + 4	22 + 6	24	20—25	
VI	1	14,0 : 7,5	500	110—130	330 - 350	5 + 1	9 + 1	7	30 - 35	fr. op. I
VII	1	10,0 : 5,7	400	90—100	290—300	10 + 3	9 + 2	10	30	
	2	20,0 : 23,0	105	30 + 20 = 50	33	15 + 3	15 + 4	25	20	fr. op. I
VIII	3	21,0 : 23,0	115	25 + 20 = 45	38	11 + 2	10 + 1	24	20	fr. op. I
IX	1	10,0 : 5,0	450	100—110	300—320	13 + 3	13 + 2	13	28	sp. op. I
	4	23,0 : 25,0	130	35 + 28 = 63	47	11 + 2	10 + 1	23	20—22	fr. o.p. I
X	2	13,0 : 13,0	120	38 + 22 = 60	45	10 + 1	10 + 1	15	25	sp. op. III
XI	3	16,0 : 20,0	100	35 + 22 = 57	28	9 + 2	12 + 2	18	22	fr. op IV
XII	2	17,0 : 17,0	120	43 + 33 = 76	38	14 + 3	15 + 5	27	20	sp. op. I
	3	18,5 : 19,0	100	33 + 22 = 55	33	13 + 2	15 + 3	25	20	sp. op. I
				II			B		II.	

Cyclanthera.

		Größe	Dicke	Pal.	Schw. P.	Ob. Ep.	Unt.Ep.	Zahl	Breite	
I	1	2,5 : 1,8	130	30 + 20 = 50	60	15 + 2	13 + 2	15	20	
	2	5,0 : 4,5	60	20	25—28	15 + 1	14 + 4	22	20	
	3	5,7 : 5,0	50	20	15—18	10 + 1	13 + 4	30	18	
	4	6,5 : 5,5	45—50	18—20	15—18	13 + 1	14 + 4	35	12	
II	2	3,3 : 2,6	65	25—30	20—25	13 + 1	13 + 4	28	16	
	3	3,2 : 2,4	55	20—22	18—20	10 + 1	11 + 3	28	16	
	4	4,8 : 4,4	55	18—20	20	12 + 2	13 + 3	26	15	
III	3	3,0 : 2,2	60	25	20—25	13 + 1	14 + 4	32	13	
	4	3,2 : 2,6	60	20—25	25—30	12 + 1	12 + 3	30	15	
IV	4	2,2 : 1,5	55	20	20—25	15 + 1	15 + 4	31	15	
V	1	3,7 : 2,5	230	60 + 40 = 100	110—120	7 + 1	7 + 1	9	25	
VI	1	4,0 : 2,8	200	45 + 40 = 85	100—110	9 + 1	9 + 1	10	23	
	2	8,2 : 6,8	100—110	40—45	45	8 + 1	8 + 2	14	22	fr. op. I
VII	3	9,8 : 7,7	90—95	40—45	35—40	8 + 1	10 + 2	17	17	fr. op. I
VIII	4	8,0 : 6,5	90—95	40—45	35 - 40	10 + 1	10 + 1	20	15	fr. op. I
IX	1	3,2 : 2,2	200	45 + 40 = 85	100 - 110	10 + 1	9 + 1	12	15	sp. op. I
	2	6,2 : 5,0	100—110	40—45	40 45	9 + 1	9 + 3	22	18	sp. op. I
	3	7,0 : 5,5	90	35—40	35 - 40	9 + 1	10 + 2	24	15	sp. op. I
	4	9,0 : 7,5	90—95	40 45	40—45	8 + 1	8 + 2	20	16	sp. op. I
X	2	3,6 : 3,0	90	40 - 45	35—40	11 + 1	11 + 3	23	15	sp. op. II
	3	4,0 : 3,2	85	35—40	30—35	8 + 1	8 + 2	21	17	sp. op. II
				II			B		II	

Calendula.

		Größe	Dicke	Ob. Ep.	Unt. Ep.	Zahl	Breite	
I	1	3,8 : 0,8	50	9 + 3	13 + 3	16	25	
	2	5,6 : 1,6	25—30	12 + 3	15 + 4	17	20	
	3	9,5 : 2,8	25—30	18 + 4	21 + 4	23	18—20	
	4	10,5 : 3,2	25 - 30	25 + 5	27 + 5	32	12—15	
II	2	3,2 : 1,2	35—40	17 + 4	20 + 5	24	20	
	3	7,0 : 2,2	25 - 30	15 + 3	18 + 4	18	20 - 25	
	4	9,5 : 2,4	25 30	23 + 5	24 + 4	27	20	
III	3	3,8 : 1,4	30	16 + 3	18 + 4	18	25	
	4	7,0 : 2,2	25 - 30	23 + 4	25 + 5	25	20	
IV	4	3,1 : 1,2	25	23 + 4	26 + 5	24	20	
V	1	5,0 : 1,3	80—90	5 + 2	9 + 2	8	40 - 50	fr. op. I
VI	2	10,0 : 3,0	70 - 75	7 + 2	9 + 2	9	35—40	fr. op. I
VII	3	13,5 : 4,5	50 - 60	10 + 2	12 + 2	12	35—40	fr. op. I
VIII	4	11,5 : 3,5	65 - 70	14 + 2	14 + 3	14	25—30	fr. op. I
X	2	5,2 : 1,4	60 - 65	8 + 2	10 + 2	7	40—50	fr. op. II
XI	3	5,0 : 2,0	50	10 + 2	12 + 3	12	35—40	sp. op. III
XII	4	8,0 : 2,4	45—50	12 + 2	13 + 3	15	30 - 40	sp. op. III
XIII	1	4,0 : 0,9	60—70	7 + 2	10 + 2	10	40	sp. op. I
	2	7,0 : 2,0	65- 70	11 + 2	14 + 3	14	30	sp. op. I
	3	10,5 : 2,7	65—70	14 + 3	14 + 3	17	25 - 30	sp. op. I
	4	12,0 : 3,5	60—70	13 + 3	13 + 3	16	30—40	sp. op. I
			I	A			III	

Ricinus sanguineus.

		Größe	Dicke	Pal.	Schw. P.	Ob. Ep.	Unt. Ep.	Zahl	Breite	
I	1	10,0 : 7,2	95—100	35—40	40—45	9 + 2	12 + 3	22	12	
	2	19,0 : 12,0	70	30—35	25—30	14 + 1	15 + 4	34	8	
	3	25,0 : 25,0	60	25 - 30	25	16 + 2	16 + 4	43	8	
	4	27,0 : 31,0	55—60	23 - 28	20—25	23 + 3	26 + 6	62	6 - 7	
II	2	10,0 : 7,5	75	35—40	30	15 + 1	15 + 2	24	10 - 12	
	3	14,0 : 14,5	65 - 70	30	25	17 + 3	19 + 5	47	8	
	4	16,0 : 18,5	60	25 30	20—25	21 + 3	24 + 5	50	8	
III	3	9,0 : 9,0	60	25 - 30	25	23 + 3	26 + 6	45	7	
	4	7,5 : 8,0	55	20—25	20	28 + 3	32 + 7	83	5	
IV	4	7,0 : 9,0	60 - 65	20—25	25	27 + 3	29 + 6	53	7	
V	1	11,5 : 10,2	170 - 190	60—70	90 - 100	6 + 1	8 + 2	15	20	fr. op. I
VI	1	10,0 : 8,5	100 - 110	45 - 55	50—60	8 + 1	9 + 2	18	15	sp. op. I
	2	21,0 : 27,0	85—90	35—40	35—40	11 + 1	13 + 2	33	9	sp. op. I
	3	32,0 : 31,0	85—90	35 - 40	35—40	13 + 1	15 + 3	43	8	sp. op. I
VII	4	6,5 : 7,5	60 - 65	20 25	20 - 25	25 + 3	26 + 3	50	8	
VIII	4	8,5 : 8,5	100 - 110	40 - 50	40—45	9 + 1	11 + 2	27	12	
			II			B			III	

Helianthus annuus.

		Größe	Dicke	Pal.	Schw. P.	Ob. Ep.	Unt. Ep.	Zahl	Breite	
I	2	12,0 : 6,8	105 - 110	40	50	21 + 3	17 + 4	42	13	
	3	17,0 : 12,0	100	40	35 - 40	22 + 5	20 + 5	60	11	
	4	21,0 : 17,0	80	35 – 40	30	30 + 9	27 + 11	130	6—7	
II	2	6,0 : 2,0	85—90	40—45	25	17 + 3	15 + 3	45	14	
	3	9,5 : 6,0	85 - 90	35 – 40	30	20 + 3	17 + 4	63	12	
	4	13,5 : 8,5	70—80	35	25	27 + 6	23 + 7	122	8—9	
III	3	6,5 : 3,5	100	45	35	20 + 4	18 + 5	72	12	
	4	10,0 : 7,0	85—90	40 – 45	30 – 35	23 + 5	20 + 5	85	10	
IV	4	8,5 : 5,0	70 80	30—35	25—30	20 + 5	17 + 5	80	12	
V	2	13,5 : 5,7	140	65	50	11 + 2	11 + 3	23	23	fr. op. I
VI	2	9,3 : 3,5	110	45	45	10 + 2	9 + 2	28	18	fr. op. II
VII	3	10,0 : 5,3	120	60	40—45	14 + 2	12 + 3	50	17	fr. op. III
VIII	3	6,0 : 3,7	115	55 – 60	40	17 + 2	15 + 3	38	16	sp. op. III
IX	4	10,0 : 5,5	100	45 – 50	30—35	15 + 2	14 + 3	47	15	fr. op. IV
				II			A		II	

nur $^3/_5$ des Gesichtsfelds

Tropaeolum majus.

		Größe	Dicke	Pal.	Schw. P.	Ob. Ep.	Unt. Ep.	Zahl	Breite	
I	2	3,5 : 3,2	95	30	40	20 + 6	20 + 9	98	14	
	3	3,5 : 3,2	85—90	30	35	18 + 7	19 + 12	110	13	
	4	5,0 : 4,0	80	30	30	21 + 6	20 + 14	110	13	
II	2	2,0 : 2,2	80	30	30—35	30 + 9	32 + 10	120	14	
	3	3,5 : 4,5	90	35	35	15 + 5	16 + 7	85	17	
	4	4,5 : 5,0	80—85	30	30	15 + 5	16 + 10	100	15	
III	3	1,7 : 1,9	105	35 – 40	40	21 + 5	23 + 9	100	15	
	4	1,4 : 1,6	100	40	40	14 + 4	16 + 7	105	15	
V	2	5,6 : 5,0	140	50 – 60	50	11 + 3	11 + 5	77	20	fr. op. I
VI	2	2,9 : 3,7	150	80—85	40	13 + 3	14 + 6	60	20	fr. op. II
VII	3	3,7 : 4,0	120	50	40	10 + 4	11 + 5	53	20	fr. op. III
				II			A		IV	

Vicia Faba.

		Größe	Dicke	Pal.	Schw. P.	Ob. Ep.	Unt. Ep.	Zahl	Breite	
I	2	7,0 : 6,5	180 – 190	60	100	23 + 5	19 + 4	11	30	
	3	9,0 : 7,0	160	50	80	23 + 5	18 + 5	13	27 – 30	
	4	8,7 : 6,7	145	45 - 50	70—80	25 + 7	20 + 7	15	22 – 25	
II	2	3,0 : 2,0	115 – 120	30 - 35	60 – 70	60 + 13	56 + 15	27	15 – 18	
	3	2,8 : 2,0	100	30—35	45—50	48 + 9	48 + 13	23	20	
	4	2,5 : 2,0	90—100	30—35	40—45	24 + 4	23 + 6	17	23	
III	3	3,4 : 2,4	90 100	25—28	50 – 55	32 + 7	31 + 10	38	15 – 18	
	4	2,5 : 1,8	100	25	45—50	30 + 8	29 + 10	35	20	
IV	4	3,5 : 2,5	100 – 110	30	50—55	28 + 7	27 + 9	36	20 – 22	
V	2	5,0 : 3,6	220	60—70	120—130	20 + 5	20 + 7	22	30—35	fr. op. II
VI	3	6,0 : 5,0	150	60—65	70—75	20 + 5	21 + 8	30	20—25	fr. op. III
				II			A		IV	

Lupinus albus.

		Größe	Dicke	Pal.	Schw. P.	Ob. Ep.	Unt. Ep.	Zahl	Breite	
I	1	2,8 : 3,0	850	100	700	21 + 2	33 + 1	22	20	
	2	3,0 : 1,8	130	60	65	14 + 1	14 + 2	19	20	
	3	3,7 : 1,7	130	60	60	13 + 2	12 + 3	20	20	
	4	4,0 : 2,1	100	40—45	40—45	14 + 3	14 + 4	23	18	
II	2	2,7 : 1,3	100	50	35—40	17 + 2	21 + 3	22	18	
	3	2,8 : 1,4	100	50	35—40	17 + 3	18 + 3	22	17	
	4	2,6 : 1,3	70	35	25	16 + 3	18 + 3	30	14	
III	3	2,4 : 1,1	90	35-40	30—35	21 + 3	23 + 4	23	15	
	4	1,9 : 0,9	70	30	25—30	18 + 3	20 + 4	30	13	
IV	4	1,7 : 0,8	85	35—40	30	15 + 2	16 + 4	19	18	
V	1	3,5 : 3,5	1000	130	800—850	15 + 1	24 + 1	13	28	fr. op. I
VI	2	5,0 : 2,1	160	80	60	7 + 1	8 + 1	11	26	fr. op. I
VII	2	4,0 : 2,5	180	80	60—70	8 + 2	9 + 3	15	22	sp. op. I
VIII	4	6,0 : 3,5	170	90—100	60 70	7 + 1	7 + 2	12	25	fr. op. I
IX	4	5,0 : 2,2	170	90—100	60—70	10 + 1	10 + 2	17	22	sp. op. I
X	2	3,8 : 1,9	130	70	60	9 + 1	9 + 2	16	22	fr. op. II
XI	3	3,3 : 1,7	120	55—60	50	12 + 2	12 + 2	18	19	fr. op. III
XII	3	2,5 : 1,4	125	65—70	50	19 + 3	19 + 3	20	16	sp. op. III
				II			A		III	

Anatomische Untersuchungen über die Gattungen Actinidia, Saurauia, Clethra und Clematoclethra mit besonderer Berücksichtigung ihrer Stellung im System.

Von

Susanna Lechner,

Roßholzen, Post Nußdorf a. Inn, Oberbayern.

Einleitung.

Über die systematische Stellung von *Actinidia, Saurauia, Clethra* und *Clematoclethra* herrscht noch nicht völlige Klarheit.

Actinidia und *Saurauia* sind im Engler'schen System (Engler-Prantl, natürliche Pflanzenfamilien) den Dilleniaceen eingereiht. Van Tieghem sieht sie als Typus einer eignen Familie, den „Actinidiaceen“ an (Van Tieghem, Sur les genres Actinidie et Saurauie, considerées comme type d'une famille nouvelle, les Actinidiacées. Journ. de Bot. XIII., 1899, pag. 170), da sie sich von den Dilleniaceen, abgesehen von verschiedenen andern Merkmalen, durch die Struktur ihrer Samenanlage, die sich durch nur ein Integument und einen zarten Nucellus auszeichnet, abtrennen und in die Abteilung der ,,Tenuinucelées unitegminées“ seines Systems einreihen.

Clethra, welche früher als anormale Gattung zu den Ericaceen gestellt worden ist, wurde von Klotzsch (in Linnaea, XXIV., pag. 12) zu einer eignen, kleinen Familie erhoben, welche Ansicht auch im Engler'schen System Berücksichtigung findet.

Clematoclethra wurde zuerst von Franchet anläßlich der Beschreibung seiner *Clethra scandens* den Ericaceen als eine neue Sektion von *Clethra* eingefügt. Maximowicz trennt sie als selbständiges Genus von *Clethra* ab und stellt sie zu den Dilleniaceen. (Maximowicz, Plantae chinenses. Acta Horti Petropol. XI., pag. 37.) Dabei betont er die Ähnlichkeit mit *Actinidia* sowohl im äußern Habitus als auch dem reichlichen Vorkommen von Raphiden. Im Engler'schen System wird sie demgemäß auch als selbständige Gruppe zwischen die Actinidioideen und Saurauieen zu den Dilleniaceen gestellt. Komarov hielt ihre Stellung unter den Actinidiaceen Van Tieghem's, oder unter den Dilleniaceen, mit den Actinidiaceen gemeinsam eine Unterfamilie bildend, am geeignetsten. (Komarov, Revisio critica specierum generis *Clematoclethra* Maxim. Acta Horti Petropol. XXIX., pag. 83.) Hallier endlich stellt die in Rede stehenden 4 Gattungen zu den *Bicornes* und zwar zur Familie der Clethraceen, in der *Clethra* die Unterfamilie der Clethreen, *Actinidia, Saurauia* und *Clematoclethra* gemeinsam die der Saurauieen bildet, wobei hervorgehoben ist, daß sie sich durch versatile Antheren, die in der Knospenlage nach außen liegen, zur Blütezeit aber nach innen umgeschlagen werden, durch verwachsene Karpelle, durch ihre facettenartige Samenschale und den Bau der Samenanlage von den Dilleniaceen unterscheiden.

Vorliegende Arbeit war nun von der Absicht geleitet, die Stellung der 4 Gattungen auch durch Heranziehung anatomischer Merkmale zu beleuchten, indem Achse, Blatt, Samenanlage, Samen und Pollen einer eingehenden anatomischen Untersuchung unterzogen wurden. Auch gab Anlaß zu derselben das bereits für *Saurauia* bekannte Armpalisadengewebe (Solereder, Systematische Anatomie der Dicotyledonen, pag. 151) in seiner Verbreitung und Entwicklung in diesen Gattungen näher zu studieren und das Vorkommen von Sand, das Professor Solereder für *Hibbertia* konstatiert hatte (Solereder in Festschrift für Engler, 1914), in der ganzen Familie der Dilleniaceen zu verfolgen. Außerdem war mir Gelegenheit gegeben, *Sladenia celastrifolia* provisorisch auf Blatt- und Achsenstruktur zu untersuchen, wobei mir das Original-Material von Kurz aus dem Münchner Herbar zugänglich war.

Die zu meiner Arbeit nötigen Materialien waren mir durch gütige Vermittlung des Herrn Prof. Solereder aus den Herbarien von München, Berlin, Paris, Petersburg und Kiew und durch die Direktion der botanischen Gärten von Buitenzorg, Berlin und Karlsruhe zugegangen; zum Teil stammen sie aus dem Herbar und dem botanischen Garten von Erlangen.

Im Folgenden sollen nun in erster Linie die Beziehungen von *Saurauia, Actinidia, Clethra* und *Clematoclethra* zu den Dilleniaceen und Ericaceen besprochen werden; hierauf folgt eine Schilderung des Armpalisadengewebes und der Faltenbildungen, wie sie uns insbesondere in der Gattung *Saurauia* vor Augen tritt. Daran schließt sich eine eingehende Diagnose der Resultate, die sich bei der anatomischen Untersuchung der in Rede stehenden 4 Gattungen ergaben. Zum Schluß sollen anhangsweise die anatomischen Verhältnisse von *Sladenia* in einem kurzen Kapitel besprochen werden.

Beziehungen von Actinidia, Saurauia, Clethra und Clematoclethra zu den Dilleniaceen und Ericaceen.

Zur Besprechung dieser Frage werden in erster Linie die anatomischen Verhältnisse der vegetativen Organe, des Pollens, der Samenanlage und des Samen herangezogen.

Die wesentlichen Merkmale im Bau der Achse, zunächst in der Holzstruktur, teilen die untersuchten Gattungen mit den Dilleniaceen und den Ericaceen. Wie diese, zeichnen sie sich aus durch die zerstreute Anordnung der verschieden weiten Gefäße, durch weitspangige Gefäßdurchbrechungen, neben welchen untergeordnet bei *Saurauia* und *Clematoclethra* einfache vertreten sind, durch Hoftüpfelung der Gefäßwand in Berührung mit Holzparenchym und Markstrahlen; weiterhin durch Hoftüpfelung des Holzparenchyms und nur geringe Entwicklung des Holzparenchyms; durch die hohen Markstrahlen, deren Zellen meist in achsiler Richtung gestreckt erscheinen. Der Kork ist bei *Clethra* stets pericyklisch, bei *Actinidia* entsteht der erste subepidermal, der spätere pericyklisch, bei *Saurauia* und *Clemathoclethra* wurde nur subepidermale Korkbildung beobachtet. Solche Schwankungen in der Lagerung des Phellogens treten aber auch bei den Dilleniaceen auf, während für die Ericaceen eine pericyklische Ausbildung des Korkes typisch ist. In der Beschaffenheit des Pericykels schließen sich die untersuchten Gattungen insofern an die Dilleniaceen an, als auch bei ihnen derselbe teils nur aus Bastfasern (japanische Arten von *Saurauia* und *Clematoclethra)*, teils aber auch aus einem kontinuierlichen Ring aus Bastfasern, Holzparenchym und Stabzellen gebildet ist. *Clethra* nimmt eine isolierte Stellung ein; bei ihr wird die Verfestigung von einer „u“-förmig verdickten Endodermis übernommen. Ob dieses Verhalten auch bei den Ericaceen auftritt, ist mir nicht bekannt, da erst wenige Untersuchungen über die Struktur der Rinde bei Ericaceen publiziert sind.

Mit beiden Familien teilen die untersuchten Gattungen auch die Ausbildung des Spaltöffnungsapparates auf der Blattunterseite, welcher in der Regel von mehreren Nachbarzellen in unbestimmter Zahl umgeben wird. Nur bei *Saurauia* sind die Stomata stets von 3 Nebenzellen nach dem Cruciferentypus umstellt, wobei untergeordnet zuweilen auch der Labiaten- oder Rubiaceentypus auftritt. An dieser Stelle soll ein Verhältnis erwähnt werden, das den in Rede stehenden Gattungen, mit Ausnahme von *Clethra*, speziell zu eigen ist, nämlich die Ausbildung eines Armpalisadengewebes, wie es in einem späteren Abschnitt eingehender geschildert ist. Für Ericaceen liegt hierfür keine Angabe vor, die Familie der Dilleniaceen habe ich selbst auf dieses Merkmal hin untersucht in den typischsten ihrer Vertreter, konnte aber nirgends eine Andeutung finden. (Dieselben Materialien, die im folgenden für die Untersuchung auf Kristallsand zitiert sind, wurden speziell auch auf das Vorhandensein von Faltenbildung geprüft.)

Ein wichtiger Anhaltspunkt für die Beurteilung von verwandtschaftlichen Beziehungen ist in den Kristallverhältnissen gegeben; bei *Actinidia, Saurauia* und *Clematoclethra* findet sich der oxalsaure Kalk in Form von Raphiden oder auch vereinzelt von Styloiden, nach Dilleniaceenart, ausgeschieden. *Clethra* aber nimmt eine Ausnahmestelle ein und schließt sich den Ericaceen an, indem keine Raphiden, wohl aber Drusen von Calciumoxalat in großer Anzahl vorhanden sind. Erwähnenswert ist ferner das Auftreten von Sand bei *Clematoclethra,* der zuweilen deutlich tetraedrische Struktur zeigt und nicht selten im Vergleich zu den Raphiden in den Vordergrund tritt. Es ist in der Einleitung bereits bemerkt, daß das Vorkommen von Sand bereits für *Hibbertia* konstatiert ist; er tritt hier namentlich in der Achse sehr reichlich auf; daneben finden sich auch Übergänge zu den Raphiden. Eine weitere Umschau bei den übrigen Dilleniaceen hat nun ergeben, daß typischer Sand bei keiner anderen Gattung vorhanden ist; wohl aber konnte ich für *Davilla angustifolia, Curatella americana, Doliocarpus, Eichlerianus* und *Dol. Rolandri* und namentlich für *Dillenia indica, D. pentagyna* und *D. aurea* in der Achse Übergänge von Raphiden zu Sand konstatieren, indem teils mehrere Bündel von kleinen Raphidennadeln in einer Zelle hintereinander liegen, teils auch, ähnlich wie bei *Hibbertia,* äußerst kleine Nädelchen dichtgedrängt in schleimfreien Zellen regellos durcheinander lagern.

Anmerkung: Auf diese Verhältnisse hin wurden Achse und Blatt untersucht von:

Tetracera sarmentosa Vahl, Zimmermann, Siam, H. M.
Davilla angustifolia St. Hil., Eichler, Brasilien, H. M.
Davilla rugosa Poir., ex Herb. Martii, Brasilien, H. M.
Curatella americana L., Karwinski, Mexiko, H. M.
Doliocarpus coriaceus Gilg., Martius, Japura, H. M.
Doliocarpus Eichlerianus Gilg , Martius, Japura, H. M.
Doliocarpus Rolandri Gmel., Othmer, Trinidad, H. M.
Doliocarpus dentosus Mart., ex Herb. Martii, Brasilien, H. M.

Von der Behaarung der in Rede stehenden 4 Gattungen ist zu sagen, daß von den für die Dilleniaceen charakteristischen Haarformen (einzellige Trichome, Stachelhaare, Schildhaare, Sternhaare) nur zum Teil bei *Actinidia, Saurauia* und *Clethra* die Sternhaare vertreten sind, und zwar sind ihre Strahlenzellen teils in einer zur Blattfläche parallelen Ebene ausgebreitet, teils divergieren sie nach verschiedenen Richtungen. Wo aber bei der später folgenden Beschreibung der einzelnen Gattungen einzellige Trichome erwähnt sind, handelt es sich hier allemal nur um eine in der Entwicklung stehen gebliebene Form der angegebenen Haarbildungen.

Von den mannigfachen Haarformen der Ericaceen sind auch bei den untersuchten Gattungen so manche vorhanden. So einzellreihige, einfache Trichome, teils mit annähernd gleichlangen Zellen bei *Actinidia* und *Clethra,* teils solche, deren Fußteil aus nahezu isodiametrischen Zellen und deren Endteil aus weniger langen Zellen besteht bei *Actinidia.* In die Kategorie der einzellreihigen Haare sind ferner diejenigen mit abwärts gebogener Endzelle von *Clematoclethra* zu rechnen. Auch Zottenhaare kommen bei den untersuchten Gattungen in den verschiedensten Modifikationen vor, in ihrer reichlichsten Ausbildung bei *Saurauia.* Mit den für die Ericaceen angegebenen Formen stimmen wohl am meisten die Deckzotten von *Actinidia, Clethra* und *Clematoclethra* überein und die pinselartigen Zotten von einigen Saurauiaarten und *Actinidia chinensis,* bei welchen eine Emergenz gebildet ist, die einen mehrere Zellen hohen Fuß bildet, von welchem aus sich Strahlenzellen pinselartig ausbreiten, wie sie auch für *Rhododendron* bekannt sind. Hingegen sind nirgends typische, sekretorische Haargebilde, wie sie für die Ericaceen charakteristisch sind, zu finden.

Der Pollen der untersuchten Gattungen, dessen Exine keine besondere Struktur aufweist und der mit Längsfurchen versehen ist, schließt sich dem allgemeinen Dikotyledonentypus, wie ihn auch die Dilleniaceen zeigen, an und findet sich nirgends in den für die Ericaceen typischen Tetraden vereinigt. Jedoch will ich hervorheben, daß auch bei den Ericaceen dieses Merkmal nicht bei allen Gattungen vorkommt und daß sogar innerhalb einer Gattung dieses Verhalten nicht konstant ist, indem von Samuelson (Samuelson, Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Bicornes-Typen. Svensk Botanisk Tidskrift, VII, 1913, pag. 97) konstatiert wurde, daß *Erica stricta* einfache Pollen besitzt, während andre Arten und selbst die nahestehende Art *Erica australiensis* wiederum die typischen Tetraden aufweist. Andrerseits aber lassen sich auch die Austrittsstellen der Pollen der untersuchten Gattungen — es sind stets drei — ganz gut mit denjenigen der Ericaceen-Tetraden in Einklang bringen.

Bei Betrachtung der Samenanlagen ergaben sich Vergleichungspunkte mit den Ericaceen. Die 4 Gattungen teilen mit ihnen die Ausbildung der innersten Schicht des Integuments, welche als zylindrischer Mantel aus kurzen, prismatischen, im Schnitt palisadenartig erscheinenden Zellen den Nucellus umgibt. Untersuchungen von Artopoeus (Artopoeus, Über den Bau und die Öffnungsweise der Antheren und die Entwicklungsgeschichte der Samen der Ericaceen. Flora, 92, 1903, pag. 309), Peltrisot (Peltrisot, Développement et structure de la graine chez les Ericacées. Journ. de Botanique, 18, 1904; Dissertation. Paris 1904) und Samuelson (Sam., l. c.) haben gezeigt, daß sich früh schon in der Samenanlage gegen Mikropyle und Chalaza zu Endosperm-Haustorien ausbilden. Peltrisot (l. c. pag. 20) gibt an, daß sich der Embryosack nach der Befruchtung erweitert und an seinen beiden Enden zwei Ausbuchtungen bildet, die zwei Endospermkerne enthalten, welche sich weiterhin zu Haustorien ausbilden. Auch für *Clethra* gibt Peltrisot diese Haustorien an (l. c. pag. 20.) Ich selbst konnte, da kein entwicklungsgeschichtliches Material vorlag, diese Verhältnisse nicht studieren. Wohl aber konnte ich konstatieren, daß die untersuchten 4 Gattungen mit den Ericaceen Zellgruppen gemeinsam haben, die über dem Nucellus am Chalaza- und Mikropylenpole sich befinden (bei *Clematoclethra* ist nur eine

Gruppe am Chalazapole vorhanden), die sich mit Chlorzinkjod stark tingieren und die nach Artopoeus (l. c. pag. 340) die Ernährungsquelle für die Haustorien sein sollen. Es sei aber bemerkt, daß diese Gruppen bei Erwärmung mit konzentrierter Schwefelsäure persistieren.

Auch in der Struktur des Samen lassen sich Beziehungen zu den Ericaceen erkennen. Die Epidermis des Samen ist bei *Saurauia, Actinidia, Clethra* als mechanische Schicht am Gewölbebau des Samen beteiligt und bewirkt die von Hallier angegebene, facettenartige Struktur der Samenoberfläche. Sie stimmt auch in der Art der Verdickung mit derjenigen der Ericaceen überein, wie sich aus einem Vergleich mit den Tafeln von Peltrisot im oben zitierten Werke leicht ersehen läßt. *Clematoclethra*, deren Same nur in einem einzigen, nicht ganz ausgereiftem Exemplar vorlag, nimmt insofern eine isolierte Stellung ein, als die Samenepidermis zartwandig und reich an Raphidenzellen ist; dies ist aber durch die Tatsache begründet, daß hier der Same vom Endocarp fest umschlossen bleibt. Wie bei den Ericaceen, so mißt auch hier der Embryo meist $^2/_3$ der Länge, während er bei den Dilleniaceen „mikroskopisch“ klein ist. (Pritzel, Der system. Wert der Samenanatomie, insbesondere des Endosperms bei den Parietales. Engl. bot. Jahrbücher, XXIV, 1897, pag. 348.) Das Fehlen eines Arillus, der für Dilleniaceen typisch ist, kann weiterhin als Unterschied angegeben werden. Die Angabe über das Vorkommen eines Arillus bei *Saurauia* und *Actinidia* (Bentham and Hooker, Gen. plant. und Svedelius, Über den Samenbau bei den Gattungen *Wormia* und *Dillenia*. Bot. Centralblatt, CXVII, 1911, pag. 493) läßt sich durch das Vorhandensein einer Pulpa erklären, welche den eingetrockneten Samen stellenweise als schwacher Überzug anhaftet. Mit den Ericaceen und mit den Dilleniaceen teilen die 4 Gattungen den Reichtum an Aleuron und Fett im Endosperm. Zum Schluß will ich noch einige Verhältnisse des Gynaeciums und des Androeciums zur Beurteilung der verwandtschaftlichen Beziehungen heranziehen. Hier ist in erster Linie die Frage zu stellen: Schließen sich die Gattungen an die Dilleniaceen, für die ein apocarpes Gynaecium charakteristisch ist, an, oder geben sie durch syncarpe Fruchtblätter ihre Zugehörigkeit zu den Ericaceen kund? Aber auch hier ist eine Entscheidung nicht ohne weiteres zu treffen. Denn einesteils kommen unter den Dilleniaceen Formen vor, deren Fruchtblätter an der Basis, seltner bis zur Mitte (siehe Engl.-Prantl, *Curatella*) verwachsen sind, und damit ist schon ein Hinweis gegeben, daß eben auch zwischen den Dilleniaceen und Ericaceen gewisse Beziehungen bestehen. Andrerseits sind in den untersuchten Gattungen die Verhältnisse wechselnd. Bei *Actinidia* sind die Fruchtknoten seitlich sehr fest verwachsen, aber innen — der Achse zu — bei einigen Arten frei; die Griffel sind stets frei. Bei *Saurauia* sind die Fruchtblätter fest verwachsen, die Griffel selten mehr oder minder hoch verwachsen, meistens aber frei. Eine Neigung zu Apocarpie ist aber sehr wohl gegeben. Diese Tendenz ist bei *Clethra* nur durch die 3 Narben tragenden Äste im obersten

Teil des im übrigen verwachsenen Griffels, bei *Clematoclethra* nur durch die 5. gelappte Narbe angedeutet, während auch hier die synkarpen Carpelle für Beziehungen zu den Ericaceen sprechen. Obdiplostemonie, die diese Beziehungen weiterhin begründen würde, ist bei *Saurauia, Actinidia* und *Clematoclethra* nicht vorhanden. Bei *Clethra* waren auf den Serienschnitten der zur Verfügung stehenden, ziemlich weit vorgeschrittenen Entwicklungsstadien alle Staubblätter in einem mehr oder minder regelmäßigen Kreise angeordnet, so daß eine Entscheidung, ob Obdiplostemonie vorhanden, nicht getroffen werden konnte. Zumal auch das Gynaecium wegen seiner Dreizahl keinen Entscheid abgibt.

Klarer liegen die Verhältnisse im Androecium; die beiden Antherenhälften der Dilleniaceen sind stets mit dem Filament fest verwachsen, während bei den Ericaceen die Antheren in der obern Hälfte mehr oder minder frei und in der Mitte zwischen den beiden Schenkeln am Rücken dem Filament angeheftet sind. So wie hier liegen die Verhältnisse auch bei den untersuchten Gattungen, außerdem zeichnen sie sich insgesamt dadurch aus, daß der Öffnungsspalt der Antheren in der Knospenlage nach außen und abwärts gewendet ist, zur Blütezeit aber durch eine Drehung von 180° nach innen und aufwärts umgeschlagen wird, welches Merkmal sie mit einigen Ericaceen *(Arbutus, Arctostaphylos, Pirola)* gemein haben. (Artopoeus, l. c. pag. 317.) Mit dieser Familie teilen sie auch den Öffnungsmechanismus der Antheren, der meist in einem mehr oder minder langen Längsspalt oder (bei den meisten Saurauia-Arten) in einem Gipfelporus besteht. Bemerkenswert ist, daß bei den Ericaceen stets ein Exothecium vorhanden ist, während von den untersuchten 4 Gattungen bei *Clethra* ein typisches Endothecium ausgebildet ist. (Artopoeus, l. c.) Endlich sei noch auf die Zahlenverhältnisse der Staubblätter verwiesen: *Saurauia* und *Actinidia* schließen sich in dieser Beziehung durch die große Anzahl ihrer Staubblätter den Dilleniaceen an, während bei *Clethra* und *Clematoclethra* die Stamina nur in Zehnzahl (5 + 5), wie bei den Ericaceen, vorhanden sind.

So zeigen also auch diese Betrachtungen über *Saurauia, Actinidia, Clethra* und *Clematoclethra*, daß wohl so manche Berührungspunkte mit Dilleniaceen und Ericaceen vorliegen, daß sie sich aber in ihrer Gesamtheit nicht unbedingt der einen oder andern Familie anschließen. Bei Berücksichtigung der anatomischen Verhältnisse würde vor allem das Vorkommen von Raphiden und eventuell die subepidermale Ausbildung des Korkes dafür sprechen, *Actinidia, Saurauia* und *Clematoclethra* den Dilleniaceen als selbständige Gruppen anzureihen und den Dilleniaceen gegenüber zu stellen, wie es ja im Englerschen System geschehen. Zieht man aber andrerseits die versatilen Antheren, die verwachsenen Carpelle und die Verhältnisse der Samenanlage und des Samens in Betracht, so erscheint eine Abtrennung von den Dilleniaceen nach Halliers Vorbild sehr berechtigt. Ob sie aber nun gerade zu den *Bicornes* zu stellen sind, mag dahingestellt sein. Es erscheint mir am geeignetsten, *Clethra*, welche durch den Mangel an Raphiden eine isolierte Stellung einnimmt, als selbständige Gruppe beizubehalten, *Saurauia, Actinidia* und *Clematoclethra* aber zu einer eigenen Gruppe zu vereinigen. Vielleicht gibt Van Tieghems Vorschlag die beste Lösung, und seinen Actinidiaceen, die, wie oben erwähnt, als selbständige Gruppe nach den Dilleniaceen im System ihren Platz finden, wäre auch *Clematoclethra* anzureihen.

Betrachtungen über die Ausbildung des Armpalisadengewebes.

Das Armpalisadengewebe, von Haberlandt zuerst charakterisiert als merkwürdige Abweichung von der typischen Ausbildung der Palisadenzellformen, bei welchen die Palisaden nicht ganze Zellen, sondern bloß Zellarme vorstellen (Haberlandt, Pflanzen-Anatomie, 1896, pag. 228) ist vor allem bei den Pteridophyten, den Farnen und Equisetinen und den Gymnospermen verbreitet, sodann auch bei den Monokotylen, namentlich bei den Gramineen und einer Reihe von Familien der Dikotyledonen. Der systematische Wert erstreckt sich oft nur auf die Art, für die Gattung konstant ist es von Dihm für die Gattung *Meliosma* befunden worden. (H. Dihm, Das Blatt der Gattung *Meliosma* in anatomischer Hinsicht.) Auch für *Saurauia, Actinidia* nnd *Clematoclethra* ließ sich das Vorkommen von Armpalisaden für die meisten Arten nachweisen. Im Folgenden soll nun geschildert werden, wie es uns bei einigen Vertretern in sämtlichen Zellen und Schichten entgegentritt, bei andern sich nur auf eine minder große Anzahl von Zellen in den unteren Schichten beschränkt, endlich wie es bei wieder anderen ganz fehlt und an Stelle der Palisadenzellen die oberen Schichten des Schwammgewebes die Faltenbildung übernehmen.

Als Beispiel für ein typisches Armpalisadengewebe soll *Saurauia cauliflora* gewählt sein. Hier, sowie bei sämtlichen übrigen javanischen Saurauiaarten, ist das Palisadengewebe kurz- und breitgliedrig und jede Zelle des 4 schichtigen Palisadengewebes zeigt ausnahmslos dieselbe Struktur: sie ist zartwandig, schmal und kurz und besitzt 2 äußerst schmale Falten, die von der Mitte der oberen und unteren Wand und von den Seiten her fast bis zur Mitte des Zelllumens vordringen, so daß sozusagen eine falsche Scheidewand entsteht, die sich aber nicht schließt, sondern eine kreisrunde Stelle in ihrer Mitte stehen läßt. So hat es bei Betrachtung des Querschnittes den Anschein, als wären 2 schmale Zellen vorhanden, deren Längswände mit einer kreisrunden Perforation versehen sind. Erst bei genauerer Untersuchung gibt eine kleine, erbreiterte Stelle am Ende die Faltennatur kund. (Siehe Abbildung bei Solereder, Systematische Anatomie der Dicotyledonen, pag. 151.) Zuweilen erweisen sich die Zellen als geteilt in der Flächenansicht bei bestimmter Einstellung, dabei treten nicht nur 2, sondern oft mehrere Palisaden — so bezeichne ich die Abteilungen der Palisadenzellen — in Erscheinung, je nachdem der Zellkörper mehrere Arme durch Faltung abtrennt. Im wesentlichen anders sind Formen, wie sie uns bei bei den meisten amerikanischen Saurauia-Arten, auch mitunter bei *Actinidia* und *Clematoclethra* entgegentreten, die im allgemeinen durch ein langgliedriges Palisadengewebe ausgezeichnet sind. Hier sind es nur vereinzelte Zellen, die Faltenbildung zeigen; sie liegen meist in einer tiefern, der 2. oder 3. Schicht, und schließen sich in ihrer Längsdimension den langgestreckten, mehr oder minder schmalen, benachbarten Zellen an. Von den unendlich mannigfachen Modifikationen, die hier auftreten, sollen nur einige besonders charakteristische und häufig wiederkehrende Formen herausgegriffen werden: So schnürt zuweilen bei *Saurauia Ruiziana* eine unregelmäßig geformte Falte, die einen mehr oder minder großen Intercellularraum einschließt und die von der obern Zellwand tief ins Innere vorspringt, 2 ungleiche Arme ab, während an der untern Wand die Faltung fast nur als Eindellung auftritt. Oder die ganze Zelle ist auffallend breit und es springen von der oberen Wand 2 ziemlich breite Falten tief ins Innere und teilen so die obere Hälfte der Zelle in 3 Teile, während an der unteren Wand nur 2, oder auch nur 1 flache Faltung auftreten. Diese Tendenz zur Faltenbildung greift des öftern auch noch auf das Schwammgewebe über. Zuweilen tritt sie auch unabhängig vom Palisadengewebe, wenn auch nur im geringem Maße, auf. Dann besteht das Palisadengewebe in der Regel aus langgliedrigen, gewöhnlichen Zellen, die sich mit ihren Längswänden nicht immer berühren. Die Zellwände des Schwammgewebes sind dann nicht selten ziemlich dick; häufig bildet die oberseitige Zellwand allein eine mehr oder minder tiefe und breite Falte, der untere Teil der Zelle aber ist zugespitzt. Des öftern aber treten hier auch Zellformen auf, bei welchen die Faltenbildung nach der Horizontalen erfolgt.

Diese letztere Erscheinung ist sehr wohl zu vereinbaren mit dem Prinzip, das die Natur in der Ausbildung der Falten zu verfolgen scheint und das Haberlandt als das Bauprinzip der Oberflächenvergrößerung bezeichnet. Faltenbildung bedeutet immer Raumersparnis. So vergrößern bei den vertikal gestellten Palisadenzellen die Falten die assimilierende Fläche, und sie treten regelmäßig in jeder Zelle auf, wenn die Zellen des Palisadengewebes kurz sind. Beim Schwammgewebe aber, dessen Ausbildung sozusagen in der Horizontalen verläuft, wird die Vergrößerung der Fläche in dieser Richtung angestrebt.

Zum Schluß sei noch bemerkt, daß mir auch Gelegenheit geboten war, die Entwicklung des Armpalisadengewebes an lebendem Material zu verfolgen. Der Same, der zur Aussaat der Kulturen verwendet wurde, war von der Direktion des botanischen Garten in Buitenzorg zugegangen und mit dem eingeborenen Namen *Kileho minjak* bezeichnet. Die Aussaat erfolgte am 2. Oktober 1913; die ersten Pflänzchen zeigten sich in den ersten Tagen des Dezember. Am 28. März wurden die Blätter zur Untersuchung abgenommen. Die jüngsten Blättchen zeigten die Palisadenzellen in regelmäßiger, einfacher Ausbildung. Die ersten Spuren von Faltenbildungen zeigten sich bei einem Blättchen von 2 cm Länge und 1 cm Breite, namentlich an der oberen Zellwand, bei nur einigen Zellen. Bei dem größten Blättchen an der jungen Pflanze, das 3 cm in der Länge und 2 cm in der Breite maß, waren die Faltungen bereits fast in jeder Zelle, sowohl an der oberen und unteren Zellwand vorhanden und schlossen sich in der Art ihrer Ausbildung im wesentlichen dem oben angegebenen Typus von *Saurauia Ruiziana* an.

Struktur von Achse, Blatt, Pollen, Samenanlage und Samen der vier untersuchten Gattungen.

Saurauia.

Struktur der Achse.

Eingehender analysiert wurden:

S. pauciserrata Hemsl., Heyde et Lux n. 4328, Guatemala, H. M.
S. pendula Bl., Zollinger n. 2009, Bandong, H. E.
S. Roxburghii Wallich, Wallich n. 1467, Sillet, H. M.
S. clementis Merr., M. S. Clemens, Philippinen, H. M.

Auf die Struktur des Korkes, der primären Rinde, des Pericykls wurden sämtliche, später anläßlich der Blattstruktur zitierten Materialien, untersucht.

Der Kork ist subepidermal; bei den meisten Arten sind die Zellwände dünnwandig, bei *S. aequatoriensis* und *S. barbigera*, besonders auf der inneren Tangentialwand, starkwandig, bei *S. costariensis* und *S. Pringlei* hufeisenförmig verdickt. Die primäre Rinde ist im äußeren Teil meist kollenchymatisch verdickt; mitunter finden sich in derselben sklerosierte par. Zellen eingebaut, so bei *S. Blumeana, S. pendula, S. leprosa, S. cauliflora* (bei diesen letzteren schließen sich dieselben zu einem fast geschlossenen Sklerenchymring zusammen), *S. Jasicae, S. latipetala* und *S. parviflora.* Raphidenzellen kommen sowohl hier als auch im Bastteil meistenteils in großer Anzahl vor.

Für die javanischen Arten ist ein geschlossener oder stellenweise unterbrochener Ring nur aus Bastfasern im Pericykel charakteristisch. Die Philippinischen Arten zeigen teils einen kontinuierlichen Ring, der nur aus Bastfasern besteht, teils einen solchen, bei welchem neben Bastfasern auch parenchymatische Sklerenchymzellen vertreten sind. Die übrigen Arten Asiens zeichnen sich durch einen Pericykel aus Bastfasern nebst parenchymatischen Sklerenchymzellen aus. Desgleichen die Arten Amerikas, sowie auch *S. rubicunda* von den Fidji-Inseln. Bei allen diesen Arten sind die parenchymatischen Sklerenchymzellen aber des öftern nur durch Stabzellen vertreten; zuweilen sind sie faserartig und unterscheiden sich nur durch stumpfe Endigung und besonders reichliche Tüpfelung, so daß die genaue Struktur des Ringes erst auf tangentialen Längsschnitten zu erkennen ist.

Die Gefäße sind unregelmäßig verteilt und von wechselnden Lumen (bei Herbarmaterial wurden bei einem Zweig von 4 mm Gefäße mit 54—30 μ Durchmesser gemessen). Sie sind mit Hoftüpfeln auch in Berührung mit Markstrahl- und Holzparenchym, sowie reichspangigen, leiterförmigen Perforationen versehen. Auch das Holzprosenchym zeigt Hoftüpfelung. Die Markstrahlen sind ein- und zweireihig und verschiedentlich bis zu ca. 15 Zellen hoch; in achsiler Richtung erscheinen die Zellen häufig gestreckt und von ungleicher Höhe.

Das Markgewebe ist bei den Arten, die diesbezüglich untersucht wurden, dünnwandig und zeigt nur vereinzelt dickwandige Zellen.

Struktur des Blattes.

Bei der Gattung *Saurauia* ergeben sich bei den verschiedenen geographischen Gruppen namentlich in Bezug auf die Struktur des Blattes gewisse Übereinstimmungen, weshalb hier von einer alphabetischen Aufzählung abgesehen wurde und die Einteilung in Arten von: Java, den Philippinen, dem übrigen Asien, Amerika und den Fidji-Inseln vorgezogen wurde.

Javanische Arten.

S. Blumeana Benn., Zollinger n. 1913, Pangerango, H. E.
S. bracteosa D. C., Zollinger n. 1794, H. E.
S. leprosa Korth, Zollinger n. 2009, Bandong, H. E.
S. pendula Bl., Zollinger n. 888, Java, H. E.
S. Reinwardtiana Bl., Zollinger n. 1766, Bandong, H. E.
S. spadicea Bl., Zollinger n. 12197, H. E.
S. cauliflora, Java, H. M.
S. Noronheana Bl., ex. Herb. Lugduno-Batavo, Java, H. M.

Die Dicke der Außenwand schwankt bei den verschiedenen Arten zwischen 5,8 μ und 12 μ, wobei oft ein beträchtlicher Anteil auf die Cuticula fällt. (*S. leprosa:* Außenrand = 6 μ; Cuticula = 5,6 μ.) Bei *S. Blumeana, S. bracteosa, S. hirsuta, S. pendula, S. Reinwardtiana* wurde eine körnige Cuticula beobachtet, bei *S. leprosa, S. cauliflora* und *S. spadicea* zeigt die Cuticula eine wellig gebogene Streifung. Die Seitenränder der Epidermiszellen sind mehr oder minder gerade, dickrandig und mit Tüpfeln versehen. Bei *S. Blumeana* und *S. bracteosa* ist die Epidermis verstärkt durch ein einschichtiges Hypoderm, dessen Seitenränder bei *S. bracteosa* in der Flächenansicht undulierten Umriß oder Faltung (ähnlich wie beim Palisadengewebe) besitzen.

Auch die unterseitige Epidermis zeigt im wesentlichen den gleichen Bau bei allen Arten: die Seitenränder sind meist schwach gebogen, bei den meisten Arten ziemlich dick und mit Tüpfeln versehen. Relativ dünn erscheinen sie bei *S. bracteosa.* Bei *S. bracteosa, S. cauliflora, S. leprosa* und *S. spadicea* fällt eine Streifung der Cuticula ins Auge. Dieselbe beschränkt sich auf die zur Spaltöffnung rechts und links anschließenden beiden Zellen, wobei die Streifung quer zum Spalt gerichtet ist. Die Spaltöffnungen sind in großer Anzahl vorhanden, sie liegen einzeln, zu 2 oder 3 über einer Atemhöhle und sind nach dem Cruciferentypus von Nebenzellen umgeben, welche namentlich bei *S. Rein-*

wardtiana dünnwandig erscheinen. In der Anordnung der Nebenzellen ließen sich bei *S. leprosa* auch Übergänge zum Rubiaceen- und Labiatentypus erkennen.

Das Mesophyll ist bei sämtlichen javanischen Arten gleich gebaut. Es ist bifacial. Das Palisadengewebe, besteht aus 3—4 Schichten von kurz- und breitgliedrigen, zartwandigen Zellen und ist als typisches Armpalisadengewebe entwickelt. Das Schwammgewebe ist zusammengesetzt aus flacharmigen, relativ dickwandigen, zum Teil auffallend weißwandigen *(S. leprosa)* Zellen mit großen, häufig einzeln die ganze Dicke des Schwammgewebes durchsetzenden Intercellularen und nimmt den größeren Teil der Blattdicke ein. Bei einigen Arten, namentlich bei *S. Reinwardtiana,* wurde in den obersten Schichten des Schwammgewebes Faltung beobachtet. Der größere Seitennerv 1. Ordnung besitzt einen Leitbündelring, der von einer mechanischen Scheide aus weitlumigen Sklerenchymfasern umschlossen wird. Diese ist bei den meisten Arten durch ein Bündel ähnlich beschaffener Faserzellen mit der oberseitigen Epidermis verbunden, nur bei *S. bracteosa* und *S. Noronheana* wird der Zusammenhang durch kollenchymatisch verdickte Zellen hergestellt. Bei *S. Reinwardtiana* befindet sich unter der oberen Epidermis zuweilen eine Schicht von 5—6 stärker verdickten Zellen, ohne daß hierbei die Verbindung mit der Scheide herbeigeführt ist. Der nach unten vorspringende Teil des Nerven wird bei sämtlichen Arten von Begleitgewebe gebildet, das im untersten Teil schwach kollenchymatisch entwickelt ist. Die Seitennerven 2. Ordnung von *S. bracteosa* und *S. pendula* sind mit ziemlich dickrandigem Gewebe durchgehend; bei den übrigen Arten sind sämtliche kleinere Nerven im Mesophyll eingebettet, ohne mechanische Elemente.

Raphidenbündel befinden sich zahlreich im Palisadengewebe, und zwar fällt es bei allen Arten auf, daß die Raphidenzellen spindelartig geformt sind und Schleim enthalten, auch meist parallel zur Blattfläche angeordnet sind. (Ausnahme *S. Noronheana,* wo sie vereinzelt mehr oder minder senkrecht zur Blattfläche stehen.) In den Kristallzellen des Palisadengewebes tritt zum Teil auch an Stelle des Raphidenbündels ein einziger säulenförmiger Kristall (Styloid) oft von beträchtlicher Länge, und zwar bei *S. bracteosa, S. spendula, S. Reinwardtiana* und *S. spadicea.* Zuweilen wurden auch in bestimmten Raphidenbündeln neben den feineren dicke Nadeln beobachtet, so namentlich bei *S. Blumeana,* die gewissermaßen einen Übergang zu den Styloiden bilden. Außerdem kommen Raphiden auch im Schwammgewebe bei *S. cauliflora, S. Reinwardtiana* und *S. spadicea* vor und bei allen Arten in Begleitung des Nerven im Begleitparenchym und Bastteil, in den Basalteilen der Deckzotten und in den Zacken.

Deckzotten finden sich bei sämtlichen Arten, namentlich auf der Blattunterseite, und treten meist schon bei Besichtigung des Blattes mit freiem Auge hervor. Sie sind Emergenzen, an welchen Grundgewebe mit Raphidenschläuchen beteiligt ist, und welche meist von kegelförmiger Gestalt sind, schlank und lang, z. B. bei

S. cauliflora, plump bei *S. Noronheana* und *S. pendula*. Innerhalb einer Art wechselt die Form der Zotte oft an ein und demselben Blatte; im allgemeinen läßt sich behaupten, daß die Zotten, welche an den größern Nerven stehen, meist plumper gebaut sind als diejenigen des übrigen Blattes. Die oberflächlichen Zellen der Zotten sind in deren Längsrichtung gestreckt (sie sind nahezu prosenchymatisch bei *S. Noronheana, S. pendula* und *S. Reinwardtiana*) und springen an der Basis oder auch im Verlauf der ganzen Zotte nach oben papillenartig oder häkchenförmig *(S. leprosa)*, hervor und bilden meist auch in Ein- oder Mehrzahl in Form einer etwas länger gezogenen Papille den Abschluß der Zotte. Bei *S. pendula* und *S. Reinwardtiana* wurde mehrmals eine kurze, seitliche Astbildung der Zotte beobachtet, an deren Bildung eine größere Gruppe von Epidermiszellen der Hauptzotte beteiligt ist, welche sich mit der Spitze auf größere Strecken hin ablösen, und untereinander sich verbindend, den kurzen Ast bilden. Am Hauptnerv sind bei *S. Reinwardtiana* die mannigfaltigsten Reduktionsformen von Zotten ausgebildet. So ist z. B. oftmals die plumpe Basis der Zotte mit papillöser Ablösung gut ausgebildet, der übrige Teil der Zotte ist aber nur auf einige sich papillös ablösende Zellen reduziert. Oder man beobachtet ganze Gruppen von Epidermiszellen, die papillös entwickelt sind und sich als Strahlenbüschel dem Auge darbieten. Endlich sind zuweilen nur einige wenige Zellen (5 – 2) zu papillöser Ausbildung gelangt, wobei die Länge der Papillen meist bedeutend variiert. An der Basis der Zotte, namentlich des jungen Blattes, wurden bei *S. Blumeana, S. Noronheana* und *S. pendula* noch besondere Trichome beobachtet, welche in der Regel dünnwandig und einzellreihig, seltner einzellig oder mehrzellig und verzweigt sind. Darunter finden sich bei *S. Noronheana* und *S. pendula* vereinzelt auch einzellreihige Haare, die nur aus 2—3 Zellen bestehen, deren letzte eine blasige Anschwellung zeigt, die auf drüsige Funktion schließen lassen dürfte. Bei *S. bracteosa* sind außerdem an der Unter- und Oberseite meist dünnwandige, nur selten verdickte, mehrzellige, meist verästelte Haare, häufig zu Büscheln vereinigt, vorhanden. Bei *S. leprosa* finden sich ähnliche Trichome vereinzelt nur an der Blattunterseite. Die dünnwandigen, verzweigten, mehrzelligen, manchmal bäumchenartigen Haare von *S. spadicea* bilden auf der Blattunterseite einen dicken Filz, desgleichen die Trichome von *S. cauliflora*, welche die gleiche Struktur im allgemeinen wie diejenigen von *S. spadicea* besitzen, nur zeigen sie außerdem eine Neigung zu kropfartiger Faltenbildung. Die Randzähne sind bei fast allen Arten zottenartig und bergen eine Gefäßbündelendigung und zahlreiche Raphidenbündel im Innern. Die ober- und unterseitigen Epidermiszellen sind meist ziemlich gleich, mit mehr oder minder geraden Seitenrändern. Oberseits wurden bei fast allen Arten mehrere kreisrunde Wasserspalten beobachtet. In dem Winkel, welchen der Randzahn mit dem Blattrande bildet, sind bei *S. Blumeana, S. Noronheana* und *S. bracteosa* dünnwandige, mehrzellige Deckhaare vorhanden. Auch hier wurde bei den 2—4zelligen Trichomen eine drüsige Anschwellung der Endzelle zuweilen beobachtet.

Die Philippinischen Arten.

S. clementis Merr., M. S. Clemens, Philippinen, H. M.
S. exasperata De Vries, Cunning n. 925, Philippinen, H. Berol.
S. rugosa Turcz, Loher n. 88, Philippinen, H. M.

Von den 3 Philippinischen Arten, die untersucht wurden, stimmen 2 (*S. exasperata* und *S. rugosa*) im Bau des Blattes überein und bilden gewissermaßen einen eigenen Typus, während die dritte (*S. clementis*) sich mehr den javanischen Arten anschließt. Diese letztere Art besitzt, wie jene, ein typisches Armpalisadengewebe, das aus 3 Schichten von breiten, zartwandigen Zellen besteht. Das Schwammgewebe wird bei den javanischen Arten von flacharmigen, ziemlich dickrandigen Zellen mit großen Intercellularen gebildet. Der Leitnerv I. Ordnung hat einen Leitbündelring, der umgeben ist von einer Scheide aus weitlumigen Sklerenchymfasern. Über dem Nerv befinden sich subepidermal 3–4 Schichten aus kollenchymatischen Zellen, ohne daß hierbei die Verbindung mit der Scheide herbeigeführt ist. Der nach unten vorspringende Teil des Nerven wird von kollenchymatischem Begleitgewebe gebildet. Die kleineren Nerven sind frei im Mesophyll eingebettet. Raphidenbündel sind zahlreich in meist spindelförmigen Zellen, zum größten Teil parallel zur Blattoberseite, im Palisadengewebe, außerdem im Schwammgewebe, den Nerven, Zotten und Zacken. Styloide befinden sich zahlreich im Palisadengewebe, und zwar parallel oder mehr oder minder senkrecht zur Blattfläche und in den Nerven, stets in Schleim eingebettet. Die Zotten an der Blattoberseite sind plumper als diejenigen an der Blattunterseite. *S. exasperata* und *S. rugosa* besitzen beide eine stark cuticularisierte Außenwand. Unter den gradwandigen Epidermiszellen befindet sich ein größerzelliges, ziemlich dickrandiges Hypoderm, das für gewöhnlich 2—3 schichtig, in den Warzen vielschichtig und als Wasserspeichergewebe ausgebildet ist. Meist ragt senkrecht ein Raphidenbündel oder ein Styloid in die Warzen hinein; letztere veranlassen die schon mit freiem Auge sichtbare Struktur der Oberseite. Die unterseitigen Epidermiszellen haben zartrandige Seitenränder. Der Spaltöffnungstypus ist infolge des dichten Haarfilzes schwer festzustellen. Es wurden Schließzellenpaare mit 3, aber auch 4 Nachbarzellen beobachtet.

Das Mesophyll ist bifacial. Das Palisadengewebe besteht aus einer Schicht sehr langer und schmaler, gewöhnlicher Zellen und einer darauffolgenden Schicht aus ziemlich kurz- und breitgliedrigen Armpalisadenzellen. Das Schwammgewebe wird von dünnwandigen, kurzarmigen Zellen gebildet mit kleinen Intercellularen.

Der Leitbündelring des Seitennerven I. Ordnung wird von einer Scheide umschlossen, die im wesentlichen von Sklerenchymfasern gebildet wird. Diese wird nach oben durch einen Kollenchymstrang mit dem Hypoderm bezw. der Epidermis verbunden. Die kleineren Leitbündel sind beiderseits durchgehend, und zwar mit kollenchymatischem Gewebe.

Zahlreiche Raphidenbündel sind im Wasserspeichergewebe, Palisaden- und Schwammgewebe vorhanden, teils parallel zur Blattoberfläche, teils mehr oder weniger senkrecht zu derselben, ferner in den Nerven, Zotten und Randzähnen. Styloide werden bei beiden Arten im Wasserspeicher- und Palisadengewebe, bei *S. exasperata* außerdem im Schwammgewebe beobachtet.

Die Deckzotten sind bei *S. rugosa* lang und schmal mit angeschwollener Basis und lang ausgezogenem Ende, bei *S. exasperata* bei weitem plumper, ziemlich kurz und relativ stumpf endend.

Bei beiden Arten wird die Blattunterseite von einem dichten Filz aus höchst bizarr und mannigfaltig gebildeten Haarformen bedeckt. Sie sind mehrzellig und oft bäumchenartig verzweigt (die Ablösung des Seitenzweiges erfolgt meist ohne Scheidewand) und verketten sich mit ihren Ästen gegenseitig. Oft sind die Zellen an der Basis dünnwandig, die dickwandigen, häufig getüpfelten Endzellen zeigen mehrere kropfartige Faltenbildungen. Die Randzähne sind zottenartig und bergen eine Gefäßbündelendigung und Raphidenbündel im Innern.

Die übrigen Arten Indiens.

S. fasciculata Wall., Wall. n. 1468, H. M.
S. nepalensis D. C., Hook. fil. and Thomson, Sikkim, H. M.
S. punduana Wall., Griffith n. 745, East Bengal, H. M.
S. Roxborghii Wallich n. 1467, Sillet, H. M.
S. tristyla D. C., Hook. fil. and Thomson, Khasia, H. M.

Von den fünf untersuchten Arten stimmen *S. fasciculata* und *S. punduana* in der Anatomie des Blattes vollkommen überein, während die drei anderen Arten mehr oder weniger im Bau des Blattes voneinander verschieden sind.

Die oberseitigen Epidermiszellen sind bei allen Arten dickwandig und besitzen gerade Seitenränder. Bei *S. nepalensis* sind sie auffallend niedrig. Bei *S. fasciculata* und *S. punduana* ist eine Streifung der Cuticula zu beobachten, bei *S. nepalensis* ist die Außenwand papillös vorgewölbt. Dieselbe Art besitzt ein zweistellenweise 3schichtiges Hypoderm mit weiterlumigen Zellen. Die Seitenwände der unterseitigen Epidermis sind im allgemeinen ziemlich dünnwandig und fast gerade und sind bei *S. Roxborghii* mit gestreifter Cuticula versehen. Bei *S. fasciculata* und *S. punduana* beschränkt sich die Streifung auf die an den Spalt rechts und links anschließenden Nebenzellen, bei *S. tristyla* nur auf die eine der beiden Nebenzellen. Spaltöffnungen sind bei allen Arten sehr zahlreich, sie sind gewöhnlich von drei Nebenzellen nach dem Cruciferentypus umgeben. Bei *S. Roxborghii* und *S. tristyla* wurden auch 4 oder 5 Nebenzellen beobachtet.

Das Mesophyll ist bifacial. Das Palisadengewebe ist bei sämtlichen Arten als typisches Armpalisadengewebe ausgebildet, es besteht aus 4—5 Schichten von kurzgliedrigen, zartrandigen, gleichförmigen Zellen und nimmt bei *S. fasciculata* und *S. punduana* und *S. nepalensis* die größere Hälfte der Blattdicke ein. Das Schwammgewebe zeigt bei *S. fasciculata, S. Roxborghii* und *S. tristyla* dickrandige Zellen, die lange, flache Arme nach rechts und links, des öfteren auch kürzere nach oben und unten aussenden, mit großen Intercellularen. Bei *S. nepalensis* sind die Intercellularen klein und die Zellen des Schwammgewebes kurzarmig und in der unmittelbar an die untere Epidermis angrenzende Schicht dickerwandig. Der Seitennerv 1. Ordnung hat einen Gefäßbündelring, der von einer mechanischen Scheide aus Sklerenchymfasern umschlossen wird. Mit der oberseitigen Epidermis ist diese durch ein Bündel ähnlich beschaffener Zellen verbunden. Der nach unten vorspringende Teil des Nerven ist teilweise von kollenchymatischem Begleitgewebe gebildet. Die größeren Seitennerven 2. Ordnung sind mit sklerosiertem Gewebe nach oben und unten durchgehend und werden seitlich von parenchymatischem Gewebe begrenzt. Die kleineren Nerven sind frei im Mesophyll eingebettet. Raphidenbündel kommen bei allen Arten im Palisadengewebe vor, bei *S. nepalensis* und bei *S. punduana* meist senkrecht zur Blattfläche, bei *S. Roxborghii* meist parallel zu derselben. Außerdem in Nerven, Zacken und Zotten. Die Deckzotten sind meist plump und stumpfkegelförmig und bei all diesen Arten nur sehr spärlich am ausgewachsenen Blatt an Haupt- und Seitennerven inseriert. An der Basis der Deckzotten am jungen Blatt sind bei *S. Roxborghii* und *S. tristyla* ziemlich dünnwandige, mehrzellige, häufig verästelte Haare vorhanden, deren Endzellen die Neigung zu kropfartiger Faltenbildung zeigen. Bei *S. fasciculata* und *S. nepalensis* bedecken die Blattunterseite in dichtem Filze mehrzellige, verästelte Trichome, deren basale Zellen meist dünnwandig sind und deren dickerwandige Endzellen meist kropfartige Faltenbildungen zeigen. Außer diesen befinden sich bei *S. nepalensis* und *S. punduana* an den größeren Nerven ziemlich dickrandige, mehrzellige Haargebilde, bei welchen in 2 oder 3 Etagen lange, ungeteilte, schmale Zellen ausstrahlen.

Die Randzähne sind zottenartig und bergen eine Gefäßbündelendigung und zahlreiche Raphidenbündel im Innern. Bei den meisten Arten wurden Wasserspalten beobachtet.

Amerikanische Arten.

S. aequatoriensis Sprague, Wagner, Tunguragua, H. M.
S. barbigera Hook., Pringle n. 8201, Mexico, H. M.
S. costaricensis Donn. Smith, Cooper n. 5714, Costa Rica, H. M.
S. excelsa Willdenow, Karsten, Columbien, H. Berol.
S. Jasicae Loesener, Pittier n. 11452, Costa Rica, H. M.
S. latipetala Hemsley, J. D. Smith n. 1326, Guatemala, H. M.
S. leucocarpa Schlecht. var. *stenophylla* Busc., Türckheim n. 1445, Guatemala, H. M.
S. parviflora Tr. et. Pl., Bang n. 387, Bolivia, H. M.
S. pauciserrata Hemsl. var. *Kegeliana* Busc., Heyde et Lux n. 4328, Guatemala, H. M.
S. peruviana Busc. in Herb. Mon., Hänke, Peru, H. M.
S. pedunculata Hook, Pringle n. 8105, Mexico, H. M.
S. Pittieri J. D. Smith, Pittier n. 10163, Costa Rica, H. M.

S. Ruiziana Stend., Ruiz. et Pavon, Peru, H. M.
S. Rusbyi Britton, Bang, Bolivia. H. M.
S. scabra Poepp., Poeppig n. 127, Chili, Herb. Berol.
S. Smithiana Busc., J. D. Smith n. 1493, Guatemala, H. M.
S. villosa D. B., Heyde et Lux n. 6077, Guatemala. H. M.

Die oberseitigen Epidermiszellen haben meist mehr oder minder gerade Seitenwände, nur bei *S. Pringlei* erscheinen sie gebuchtet. Sie sind teils dickwandig, so bei *S. aequatoriensis*, *S. Pringlei*, teils dünnwandig, so bei *S. barbigera* und *S. pedunculata*. Eine auffallend dicke Außenwand bei *S. pedunculata* und z. T. auch bei *S. villosa* ist bemerkenswert. Bei *S. parviflora* sind die Epidermiszellen sehr niedrig, bei *S. Ruiziana* hingegen sehr hoch, die Zellen von *S. scabra* wechseln bedeutend in Form und Größe. Eine körnige Cuticula wurde bei *S aequatoriensis*, *S. barbigera*, *S. excelsa*, *S. pedunculata*, *S. peruviana* und *S. Ruiziana* beobachtet. Bei *S. excelsa*, *S. Jasicae*, *S. parviflora* und *S. Ruiziana* ist stellenweise ein 1 bis 2 schichtiges Hypoderm vorhanden, bei *S. Pittieri* ist dasselbe ununterbrochen, dickrandig und weitlumig. Das dickwandige Hypoderm von *S. scabra* und *S. villosa* ist in den Warzen der Blattoberseite mehrschichtig; bei *S villosa* gehen die Warzen fast regelmäßig in eine mehr oder weniger ausgebildete Zotte über, in welche 1 oder 2 Raphidenbündel hineinragen. — Die unterseitigen Epidermiszellen haben mehr oder minder gerade, meist ziemlich dünnwandige Seitenränder, bei *S. Pringlei* und S. *Rusbyi* sind sie relativ dickwandig. Spaltöffnungen sind in großer Anzahl vorhanden. Sie sind zum Teil von 3 Nebenzellen nach dem Cruciferentypus umgeben. Sehr häufig beobachtet man aber auch 4, 5, 6 oder 7 Nachbarzellen. Auch der Rubiaceentypus findet sich ab und zu untergeordnet, so bei *S. costaricensis*.

Das Mesophyll sämtlicher Arten ist bifacial gebaut. Im Palisadengewebe ist zum Teil mehr oder minder Faltenbildung ausgeprägt. Fehlt sie aber hier, so zeigen die Zellen der ersten Schicht des Schwammgewebes Übergangsformen zwischen Armpalisadenzellen und Schwammgewebezellen, oder es sind doch zum mindesten hier Andeutungen von Faltenbildungen gegeben. So besitzen z. B. *S. aequatoriensis*, *S. costaricensis*, *S. pauciserrata*, *S. pedunculata*, *S. Pittieri* drei bis vier Schichten aus zartrandigen, kurz- und breitgliedrigen, typischen Armpalisadenzellen. *S. Ruiziana* aber hat nur 2—3 Schichten aus dünnwandigen, ziemlich langen Palisadenzellen, die nur in den unteren Schichten zur Faltenbildung neigen. Wieder andere, so *S. excelsa*, *S. Rusbyi*, *S. scabra* und *S. Smithiana*, zeigen eine Schicht aus langen, schmalen, dünnwandigen, gewöhnlichen Palisadenzellen und eine weitere aus kürzeren, meist unregelmäßig geformten Zellen, die Faltenbildung aufweisen und gewissermaßen Übergangsformen zum Schwammgewebe bilden. Bei *S. Peruviana*, *S. Pringlei* und *S. barbigera* endlich besteht das Palisadengewebe aus einer Schicht von ziemlich langen und breiten Zellen, die daran schließende Schicht des Schwammgewebes neigt aber zur Faltenbildung. —

Das Schwammgewebe besitzt teils flacharmige Zellen mit großen Intercellularen, so bei *S. barbigera* und *S. leucocarpa*, wo die Wände ziemlich dick, und *S. Smithiana,* wo dieselben dünn sind, teils dünnwandige Zellen, bei welchen sich die kurzen Arme nach allen Richtungen ausbreiten, mit mehr oder minder kleinen Intercellularen, so bei *S. aequatoriensis, S. latipetala, S. pedunculata, S. Peruviana, S. Pittieri.* Wie schon erwähnt, neigt das Schwammgewebe häufig zu Faltenbildung, besonders in den obersten Schichten, so insbesonders bei *S. barbigera, S. costaricensis, S. latifolia* und *S. Ruiziana.* Der Seitennerv 1. Ordnung besitzt einen Gefäßbündelring, der von einer meist geschlossenen, mechanischen Scheide aus sklerosierten Zellen umgeben ist. Diese wird mit der oberseitigen Epidermis bezw. dem Hypoderm durch einen Strang ähnlich beschaffener oder kollenchymatisch verdickter Zellen verbunden. Der nach unten vorspringende Teil des Nerven ist bei den meisten Arten von kollenchymatischem Gewebe gebildet. Häufig wurden im obern und im untern Begleitgewebe des Nerven auffallend große Schleimräume gefunden, an welchen zuweilen 2 oder 3 Zellen beteiligt sind, in diesen finden sich Raphiden, seltner auch Styloide. Als Beispiele mögen *S. pedunculata, S. Jasicae, S. barbigera, S. Ruiziana* und *S. Pittieri* genannt sein. Bei den letztgenannten beiden Arten finden sich diese Schleimräume außerdem auch im markähnlichen Gewebe des Seitbündelringes. Die kleinen Nerven sind teils frei im Mesophyll eingebettet (*S. Jasicae, S. Smithiana*), teils mit parenchymatischem Gewebe durchgehend (*S. pedunculata, S. Ruiziana*), teils mit sklerosiertem Gewebe (*S. excelsa* und *S. parviflora*).

Raphiden sind bei sämtlichen Arten im Schwammgewebe, in den Nerven, Zacken, Zotten und im Palisadengewebe beobachtet worden; im letzteren zuweilen parallel zur Blattfläche, großenteils aber mehr oder minder senkrecht zu derselben. Bei *S. excelsa* und *S. pseudorubiformis* durchsetzt die Kristallzelle oft senkrecht das ganze Blattgewebe, sich häufig sogar noch in die obere Epidermis einbohrend. Neben Raphiden finden sich bei allen Arten auch Styloide, nur bei *S. pauciserrata* und *S. pedunculata* wurden keine gesehen, jedoch befinden sich bei diesen beiden Arten in einzelnen Zellen nur einige wenige, auffallend starke Nadeln, die gewissermaßen einen Übergang zu den Styloiden bilden. Was das Zahlenverhältniss der beiden Kristallformen anbetrifft, so ist zu bemerken, daß Raphiden und Styloide teils in gleicher Menge vorhanden sind, teils die Raphiden oder auch die Styloide vorherrschen. Dies letztere ist bei *S excelsa* z. B. der Fall. Bei allen Arten sind an der Blattober- und Unterseite Zotten mit angeschwollenem Fuß und zum Teil sich ablösenden Oberflächenzellen und Raphiden im Innern vorhanden. Außer diesen befinden sich bei *S. scabra* und *S. Peruviana* an der Blattunterseite in großer Anzahl schmale Zotten mit lang ausgezogener Spitze ohne Raphiden, deren Basis gar nicht oder doch nur sehr unbedeutend verbreitert ist und deren Oberflächenzellen sich nicht ablösen. Bei den meisten Arten sind neben den Zotten auch noch

Sternhaare oder sternhaarartige Gebilde in mannigfachster Ausbildung zu finden Nur bei *S. pauciserrata*, *S. pedunculata*, *S. Peruviana*, *S. rubicunda*, *S. Rusbyi* und *S. scabra* konnten keine konstatiert werden. (Bei *S. pedunculata* und *S. pauciserrata* sind möglicherweise die Domatien bildenden Trichome, die 1, 2 oder 3 lang gestreifte, ziemlich dickwandige, strahlenartige Zellen zeigen, als eine Andeutung derselben anzusehen.) Bei *S. aequatoriensis*, *S. excelsa*, *S. latipetala*, *S. parviflora*, *S. Pittieri*, und *S. Ruiziana* finden sich unter andern Sternhaare in ihrer normalsten Ausbildung mit 4 oder mehreren, meist ungleich langen, in einer Ebene ausgebreiteten Strahlen, die nicht selten eine oder wenige Querwände aufweisen; bisweilen sind dieselben auf zwei oder auch nur auf einen einzigen Strahl reduziert. Einen andern Typus bilden diejenigen Formen, die gewissermaßen einen Übergang zu den Zotten bilden, wie sie sich beispielsweise bei *S. costaricensis* und *S. Ruiziana* zeigen. Hier ist einerseits eine nicht verbreiterte Basis, die einige Zellen hoch ist, vorhanden, von welcher aus sich einige lange, ausstrahlende Zellen pinselartig ablösen. Andrerseits ist die Basis polsterartig und von ihr aus breiten sich die Strahlen nach allen Richtungen aus. Diesen Formen nahe stehen die rosettenartigen Gebilde von S. *Pittieri*, die aus zahlreichen, dickwandigen, mehr oder minder abgerundeten, dichtgedrängten, papillenartigen, kurzen Strahlen bestehen, die mitunter auch den einen oder andern langstrahligen Ast zeigen.

Die Randzähne aller Arten haben eine Gefäßbündelendigung und zahlreiche Raphiden im Innern und endigen zottenartig. Bei mehreren Arten wurden Wasserspalten beobachtet.

Eine Art von den Fidji-Inseln.

Saurauia rubicunda Seem., Seemann, Fidji-Inseln, Herb. Berol.

Unter den gerad- und dickwandigen, oberseitigen Epidermiszellen, welche mit einer körnigen Cuticula versehen sind, befindet sich ein einschichtiges, selten zweischichtiges Hypoderm. Das Mesophyll ist bifacial. Die erste Schicht des Palisadengewebes besteht aus kurzen, zartrandigen Armpalisadenzellen. Das Schwammgewebe besteht aus flacharmigen Zellen mit großen Intercellularen und nimmt die größere Hälfte der Blattdicke ein. Der Seitennerv 1. Ordnung hat einen Gefäßbündelring, der von einer mechanischen Scheide aus sklerosierten Zellen umgeben ist. Der nach unten vorspringende Teil des Nerven wird von kollenchymatischem Begleitgewebe gebildet. Die kleineren Nerven sind nicht durchgehend. Raphiden befinden sich im Palisaden- und Schwammgewebe, in den Zotten und Zacken und in Begleitung des Nerven. Die Zotten sind plump und breit, stumpfkegelig. An ihrer Basis sind dünnwandige, mehrzellige, einreihige Haare. Die Randzähne haben eine Gefäßbündelendigung und zahlreiche Raphiden im Innern und endigen mit einer plumpen Zotte. Mehrere Wasserspalten wurden beobachtet.

Struktur des Pollenkornes.

Saurauia Nepalensis D. C., Hook. fil. and Thomson, Sikkim, H. M.

Der Pollen ist rund und glatt, besitzt 3 Austrittszellen und ist mit Längsfurchen versehen. Der Durchmesser beträgt 40 μ.

Struktur der Samenanlage.

Saurauia Nepalensis D. C., Hook. and Thomson, Sikkim, H. M.

Der 5fächrige Fruchtknoten trägt an 5 vom Zentrum ausgehenden dicken Plazenten zahlreiche, anatrope Samenanlagen mit dickem, einfachen Integument, welche durchschnittlich 350 μ : 190 μ messen. Übereinstimmend mit den Angaben von Van Tieghem (II. Journ. de Bot. XIII., 1899, pag. 170, I. Sur les genres *Actinidia* et *Saurauia* considerées comme types d'une famille nouvelle, les Actinidiacées) wurde konstatiert, daß der 105 μ lange und 16 μ breite Nucellus von einem einschichtigen, zylindrischen Mantel aus kurzen, prismatischen, im Schnitt palisadenartig erscheinenden Zellen umgeben wird. Am Chalaza- und Mikropylenpole befinden sich über dem Nucellus Gruppen von deutlich differenzierten Zellen, die sich mit Chlorzinkjod intensiver gelb tingieren.

Struktur des Samen.

Samen von 3 Saurauia-Arten, mit den Eingeborenen-Namen *Saurauia badak, bulu, minjak* bezeichnet, zugegangen durch die Direktion des botanischen Gartens in Buitenzorg. Die Samen sind hart und klein (ca. 1 mm) und durch die dicht gedrängte Lage in der Kapsel unregelmäßig abgekantet; sie erscheinen bei Betrachtung mit freiem Auge facettenartig gefeldert. In anatomischer Hinsicht stimmen sie im wesentlichen überein. Bei *Saurauia bulu* beträgt der Flächendurchmesser der prismatischen Epidermiszellen, deren Cuticula gekörnelt erscheint, durchschnittlich 175 μ, ihre Höhe mißt 87,5 μ. Die untere Hälfte der Zellwand ist „u"-förmig verdickt und verholzt und von zahlreichen Tüpfelkanälen durchzogen. Die Reaktion mit Eisenchlorid ergab das Vorhandensein von Gerbstoffen im bräunlich gefärbten Zellinnern. Auf die Epidermis folgen 2—3 Schichten von komprimierten Zellen, die gleichfalls reich an Gerbstoffen sind. Das stark entwickelte Aleuron und fettreiche Endosperm umgibt einen langgestreckten Embryo, der etwa 600 μ in der Länge, 175 μ in der Breite mißt.

Actinidia.

Die Umgrenzung bestimmter Arten ist noch nicht ganz aufgeklärt. Im Kew Index werden *A. arguta* Franch. et Sav., *A. Kolomikta* Maxim. und *A. rufa* Franch. et Sav. unter *A. callosa* Lindl., welche auf das Wallichsche Material n. 6634 aus Nepal (nach Lindley, Nat. Syst. of Bot., II. Ed., 1836, pag. 439) fußt, vereinigt, entgegen den Darlegungen in Franchet et Savatier, Enumeratio plant. in Japonia sponte cresc. I., p. 58—59. — Finet et Gagnepain (Bull. Soc. bot. de France. Mém. 4, Contributions à l'étude de la Flore de l'Asie orientale, p. 16—22) halten *A. Kolomikta* und *A. rufa*, diese mit dem Synonym *A. arguta*, als selbständige Art gegenüber dem von ihnen als *A. callosa* Lindl. bezeichneten, durch neue Varietäten vermehrten Artkreis, aufrecht. Matsumara, Index plant. Japonic. II., 1912, vereinigt entsprechend Makino, Fl. Jap., unter *A. callosa* Lindl., *A. rufa* und *A. arguta*, die er als Varietäten der var. *formosana* Finet et Gagnep. anreiht, und führt *A. Kolomikta* als selbständige Art an.

Bei der Untersuchung der Achse stellte es sich heraus, daß vor allem *A. Kolomikta* durch den Besitz von gefächertem Mark ohne Sklerose besonders charakterisiert ist. Es fand sich bei dieser Art, die im botan. Garten lebend zu Gebote stand, in typischer und in ähnlicher Weise wie bei *Juglans* dieses Merkmal in allen dünnen und dicken Zweigen; dasselbe tritt frühzeitig schon bei einer Dicke von 5 mm auf. Außerdem beobachtete ich Markfächerung in der Oldhamschen Pflanze, die von Franchet und Savatier unter *A. rufa* Planch. zitiert ist, von der aber noch nicht feststeht, daß sie mit dem Original, der *Trochostigma rufa* Lieb. et Zucc., übereinstimmt, und ebenso bei den als *A. arguta* var. ausgegebenen Materialien des Petersburger Gartens, die Maximovicz bei Port Bruce 1860 gesammelt hat, und die im Münchner und Berliner Herbar vertreten ist. Hier besitzen die unter *A. callosa* var. *arguta* bezeichneten Materialien von Maximovicz keine Fächerung.

Anmerkung: Die Fächerung des Marks wurde nicht nur an der Pflanze des botanischen Gartens konstatiert, sondern auch an einer Reihe von Materialien aus dem Berliner Herbar, nämlich *A. Kolomikta* Maximovicz, Hakodate; Maximovicz, Turma, ebenso auch bei den folgenden unter *A. Kolomikta* bei Finet und Gagnepain zitierten Materialien: Radde, Amur; Güldenstädt, Wladivostock; Henry n. 8806, Su-tchuen; desgleichen auch am Material des Münchner Herbars, nämlich *A. Kolomikta*, Maximovicz, Turma.

Struktur der Achse.

Actinidia callosa Lindl. var. *arguta* Mak., Maximovicz, Hakodate, H. M.

A. Kolomikta Maxim., Hort. Bot. Erlang.; Material von verschiedenen Entwicklungsstadien.

A. tetramera Maxim. (Syn. *Clematoclethra Giraldii* Diels) sec. Komarov in acta Horti Petropol. XXIX, p. 97; Giraldii n. 1709, Huan tou shan, Herb. Berol.

Der Kork von *A. callosa* Lindl. var. *arguta* und *A. tetramera* ist subepidermal und dünnwandig. Untersucht wurde hierbei ein Achsenstück von ca. 5 mm Durchmesser. Bei *A. Kolomikta* ist der erste Kork subepidermal und zartrandig; an wenigen Stellen, wo sich unter der Epidermis ein Hypoderm von dickerwandigen Zellen befindet, bildet sich der Kork in der darunter liegenden

Zelllage. Beobachtet wurden diese Verhältnisse bei einer Achse von 3 mm Durchmesser. Bei einer Achse von 10 mm D. bildet sich eine zweite Korklage, anschließend an das Pericykel, teils über und teils unter demselben. Bei einer Achse von 11 mm ist Bildung von sukzessivem, dünnwandigen Kork wahrnehmbar, welcher eine Ringelborke veranlaßt. Die primäre Rinde ist bei *A. tetramera* und *A. callosa* Lindl. var. *arguta* durchgehend, bei *A. Kolomikta* nur in den obern Lagen kollenchymatisch verdickt. — Das Pericykel wird bei allen untersuchten Arten von einem kontinuierlichen Ring von Bastfasern, parenchymatischen Zellen und Stabzellen gebildet. Im Bastteil sind zahlreiche Raphidenzellen, zum Teil mit sehr dünnen und kleinen Nadeln, vorhanden. Die Gefäße sind zerstreut angeordnet und mit Hoftüpfeln, auch in Verbindung mit Markstrahl- und Holzparenchym und mehr oder minder reichspangigen, leiterförmigen, selten nur mit einfachen Perforationen versehen. Auch das Holzprosenchym zeigt Hoftüpfelung. Die Markstrahlen sind ein- oder zweireihig, zuweilen bis gegen 20 Zellen hoch und in achsialer Richtung von ungleicher Höhe. Das Mark besteht zum Teil in dem an den Holzteil angrenzenden Teil aus dickwandigen Zellen mit wechselndem, meist relativ ziemlich kleinen Lumen, während die Zellen der inneren Markzone dünnerwandig und weitlumig sind.

Blattstruktur. — Diagnosen.

Actinidia arguta S. Z. var., Maximovicz, Port Bruce, H. M.

Oberseitige und unterseitige Epidermiszellen gebogen, ziemlich dünnwandig. Spaltöffnungen zahlreich, von mehreren Nachbarzellen umgeben, selten von 3 Nebenzellen nach dem Cruciferentypus. Blattbau bifacial. Palisadengewebe einschichtig, Zellen nach unten stumpf kegelförmig abgerundet. Schwammgewebe zeigt in den beiden obern Schichten Faltenbildungen. Leitbündel des Seitennerven 1. Ordnung von einer Scheide aus sklerosierten Zellen umgeben. Diese mit der oberseitigen Epidermis durch Kollenchymstrang verbunden. Der nach unten vorspringende Teil des Nerven von kollenchymatischem Gewebe gebildet. Nächst kleinere Nerven mit dünnwandigem Begleitgewebe durchgehend.

Raphidenzellen mit teils dünnen, teils dicken Nadeln im Palisaden- und Schwammgewebe, in der Umgebung des Nerven, in den Zacken und Zotten.

Actinidia callosa Lindl., Wall. Cat. n. 6634, Nepal, H. M.

Oberseitige Epidermiszellen mit schräg und unregelmäßig gestellten Seitenwänden, knorpelig ausgebildet; bei hoher Einstellung mit dicken, getüpfelten, fast geraden Seitenrändern. Unterseitige Epidermiszellen mit schwach gebogenen, dicken Seitenrändern. Auch Innen- und Außenwand dick. Spaltöffnungen zahlreich mit mehreren Nachbarzellen. Blattbau bifacial. Palisadengewebe zweischichtig. Zellen der 1. Schicht schmal- und langgliedrig. Zellen der 2. Schicht unregelmäßig geformt mit häufiger Faltenbildung. Schwammgewebe mehrschichtig mit ziemlich starkwandigen Zellen und großen Intercellularen. Leitbündel des Seitennerves 1. Ordnung von einer Scheide aus sklerosierten Zellen umgeben, welche mit der oberseitigen Epidermis durch Kollenchymstrang verbunden ist. Nach unten vorspringender Teil des Nerven von kollenchymatischem Gewebe gebildet. Nächst kleinere Nerven mit zum Teil dickwandigen Gewebeplatten durchgehend. Raphidenzellen mit teils dicken, teils dünnen Nadeln im Palisadengewebe und Schwammgewebe, in Begleitung des Nerven, in den Zacken und Zotten.

Actinidia callosa Lindl., Bock-Rosthorn n. 1824, Nan ch'uan, Herb. Berol.

Oberseitige Epidermiszellen nicht ausgesprochen knorpelig ausgebildet, wie bei *A. callosa* Lindl., Wall. Cat. n. 6634, aber auch hier Innenwand und Seitenwände zum Teil mit willkürlichen Ausbuchtungen. Seitenränder der oberseitigen und unterseitigen Epidermiszellen bei hoher Einstellung schwach gebogen; unterseitig gestreifte Cuticula. Spaltöffnungen zahlreich, von mehreren Nachbarzellen umgeben. Blattbau bifacial. Palisadengewebe zweischichtig, Zellen schmal und ziemlich hoch, in der zweiten Schicht zu Faltenbildung neigend. Schwammgewebe starkwandig, mit großen Intercellularen. Leitbündel des Seitennervs 1. Ordnung von sklerosierter Scheide umgeben, die mit der oberseitigen Epidermis durch Kollenchymstrang verbunden ist. Nächst kleinere Nerven mit dünnwandigem Gewebe durchgehend. Raphidenzellen mit teils dicken, teils dünnen Nadeln im Palisadengewebe und Schwammgewebe, in Begleitung des Nerven, in den Zacken und in den Zotten.

Actinidia callosa Lindl. var. *arguta* Mak., Maximovicz, Hakodate, H.M.

Oberseitige und unterseitige Epidermiszellen mit dicken, getüpfelten, schwach gebogenen Seitenrändern und starker Außenwand, diese unterseits zum Teil konvex vorgewölbt. Spaltöffnungen zahlreich mit 3 Nebenzellen nach dem Cruciferentypus oder 4, 5 oder 6 Nachbarzellen. Blattbau bifacial. Palisadengewebe zweischichtig mit hohen und schmalen Zellen, welche in der zweiten Schicht unregelmäßig geformt sind und häufig Faltenbildung zeigen. Schwammgewebe mit großen Intercellularen. Leitbündel des Seitennervs 1. Ordnung im untern Teil von stark verdickten Zellen umgeben. Nächst kleinere Nerven mit ziemlich dickrandigem Begleitgewebe durchgehend.

Raphidenzellen mit teils dicken, teils dünnen Nadeln im Palisadengewebe und Schwammgewebe, in Begleitung der Nerven, in den Zacken und Zotten. Zottenartige Gebilde, ohne sich ablösende Oberflächenzellen, an der Spitze hakenförmig gekrümmt, am Hauptnerv und vereinzelt an den Seitennerven 1. Ordnung. Im Winkel zwischen Hauptnerv und Seitennerv 1. Ordnung kleine Domatien von meist unverzweigten, ziemlich langen, mehrzelligen Haaren.

Actinidia callosa Lindl., var. *formisana* Finet et Gagnepain, Faurie, Taitum, Herb. Berol.

Oberseitige Epidermiszellen starkwandig mit unregelmäßig gebuchteter Innenwand. Unterseitige Epidermiszellen dünnwandig mit fast geraden Seitenrändern. Blattbau bifacial. Palisadengewebe zweischichtig mit hohen und schmalen Zellen, welche in der 2. Schicht zu Faltenbildung neigen. Schwammgewebe ziemlich locker. Leitbündel des Seitennervs 1. Ordnung von einer Scheide aus sklerosierten Zellen umgeben, welche mit der oberseitigen und unterseitigen Epidermis durch einen Kollenchymstrang verbunden ist. Nächst kleinere Nerven mit dünnwandigen Gewebeplatten durchgehend.

Raphidenzellen mit meist dicken, selten dünneren Nadeln, im Palisadengewebe, Schwammgewebe, in Begleitung der Nerven, in den Zacken und in den Zotten.

Actinidia callosa Lindl. var. *rufa* Mak., Oldham, Nagasaki, Herb. Berol. (zitiert sub. *A. rufa* Planch. in Franchet et Savatier, l. c.)

Oberseitige Epidermiszellen mit fast geraden, getüpfelten Seitenrändern. Außenwand sehr stark verdickt. Unterseitige Epidermiszellen gleichfalls mit fast geraden Seitenrändern; die dicke Außenwand ist hier konvex vorgewölbt. Blattbau bifacial. Palisadengewebe zweischichtig, mit mäßig langen und breiten Zellen, welche in der 2. Schicht Faltenbildungen besitzen. Schwammgewebe mit ziemlich großen Intercellularen. Leitbündel des Seitennervs 1. Ordnung von einer Scheide aus sklerosierten Zellen umgeben, welche mit der oberseitigen Epidermis durch einen Kollenchymstrang verbunden ist. Nächst kleinere Nerven mit ziemlich dünnwandigen Gewebeplatten durchgehend.

Raphidenzellen mit teils dicken, teils dünnen Nadeln, im Palisadengewebe und Schwammgewebe, in Begleitung der Nerven, in den Zacken und in den Zotten.

Actinidia Championi Benth., ex reliquiis Hillebrandianis, China, Herb. Berol.; L. Pierre, n 819, Cambodia, Herb. Berol.

Oberseitige Epidermiszellen polygonal, stellenweise mit Hypoderm. Unterseitige Epidermiszellen zartwandig, mit schwach gebogenen Seitenrändern und zahlreichen Spaltöffnungen. Palisaden-Gewebe ein- bis zweischichtig. Schwamm-Gewebe nur $^1/_5$ der Mesophylldicke einnehmend. Leitbündel des Seitennervs 1. Ordnung von einer Scheide aus sklerosierten Zellen umgeben, welche mit der oberseitigen Epidermis durch einen Kollenchymstrang verbunden ist. Nächst kleinere Nerven mit dünnwandigem Begleitparenchym durchgehend.

Raphidenzellen mit teils dicken, teils dünnen Nadeln, im Palisaden-Gewebe, Schwamm-Gewebe, in Begleitung der Nerven, in den Zacken und Zotten.

An der Blattunterseite dickwandige Sternhaare, deren Strahlen in einer zur Blattfläche parallelen Ebene ausgebreitet sind, und solche, deren Strahlenzellen an der Basis eine Strecke miteinander verwachsen sind und deren Grund sich verschmälert und sich wurzelartig in das Gewebe des Blattes einbohrt. Häufig sind die benachbarten Epidermiszellen mit emporgehoben.

Actinidia chinensis Planch., Fortune, Hongkong, H. M., Bock-Rosthorn n. 3, Zentralchina, Herb. Berol.

Oberseitige Epidermiszellen mit geraden, getüpfelten Seitenrändern. Unterseitige Epidermiszellen mit schwach gebogenen, dünnen Seitenrändern und deutlicher Papillenbildung. Spaltöffnungen zahlreich, von mehreren Nachbarzellen umgeben. Blattbau bifacial. Palisadengewebe zweischichtig. Erste Schicht lange, schmale Zellen mit ondulierten Seitenwänden. Zweite Schicht unregelmäßig geformte, zu Faltenbildung neigende Zellen. Schwammgewebe mit dünnwandigen, reich gefältelten Zellen mit kleinen Intercellularen. Leitbündel des Seitennervs 1. Ordnung beim Berliner Material von einer Scheide aus sklerosierten Zellen umgeben. Im Umkreis des Leitbündel, namentlich gegen die untere Epidermis zu, auffallend große Raphidenzellen. Unter der oberseitigen Epidermis ein Strang von kollenchymatischen Zellen. Nächst kleinere Nerven mit dünnwandigen Gewebeplatten durchgehend.

Große Raphidenzellen im Palisadengewebe und Schwammgewebe, in Begleitung der Nerven, in den Zacken und in den Zotten. Nadeln teils dünn, teils dick. Im Palisaden- und Schwammgewebe Styloide, meist zu zweien oder dreien in einer Zelle.

An der Blattunterseite zahlreiche, sternhaarartige Gebilde, mit einem hohen Fuß aus mehreren Zellen, von welchem aus sich die dickwandigen Strahlen pinselartig ausbreiten. An den größeren Nerven sind diese ausstrahlenden Zellen dünnwandig und peitschenartig gewunden, besitzen zuweilen eine Scheidewand und bilden auf diese Weise gewissermaßen einen Übergang zu den dünnwandigen, mehrzelligen, einreihigen Deckhaaren, die sich ebenfalls an den größeren Nerven in nicht geringer Anzahl vorfinden.

Actinidia Giraldii Diels, Giraldi n. 4065, China, H. Berol.

Oberseitige Epidermiszellen dickwandig, Seitenränder fast gerade. Seitenränder der unterseitigen Epidermiszellen schwach gebogen. Spaltöffnungen zahlreich, von mehreren Nachbarzellen umgeben. Blattbau bifacial. Palisadengewebe einschichtig und langgliedrig. Schwammgewebe mehrschichtig, neigt in der ersten Schicht zu Faltenbildung. Leitbündel des Seitennervs 1. Ordnung von einer Scheide aus sklerosierten Zellen umgeben, die mit der oberseitigen Epidermis durch einen Kollenchymstrang verbunden ist. Nächst kleinere Nerven mit dünnwandigem Begleitparenchym durchgehend.

Raphidenzellen mit teils dünnen, teils sehr dicken Nadeln im Palisadengewebe, im Schwammgewebe, in Begleitung der Nerven, in den Zacken und in den Zotten.

An den größern Nerven an der Blattunterseite Haargebilde, die an der Basis 2—3reihig und sehr dickwandig sind, im Verlauf nach oben aber einreihig und zartwandig werden.

Actinidia Kolomikta Maxim., Maximovicz, Turma, H. M.

Oberseitige und unterseitige Epidermiszellen mit gebogenen, ziemlich dünnen Seitenrändern. Spaltöffnungen ziemlich zahlreich, meist von 3 Nebenzellen nach dem Cruciferentypus, seltner von 4 oder 6 Nachbarzellen umgeben. Blattbau bifacial. Palisadengewebe zweischichtig; sämtliche Zellen der ersten Schicht und vereinzelte Zellen der zweiten Schicht sind als kurz- und breitgliedrige Armpalisaden ausgebildet. Schwammgewebe zartwandig mit kleinen Intercellularen. Leitbündel des Seitennervs 1. Ordnung von einer Scheide aus sklerosierten Zellen umgeben. Der nach der untern und obern Epidermis zu vorspringende Teil des Nerven wird zum Teil von kollenchymatischem Gewebe gebildet. Nächst kleinere Nerven gleichfalls durchgehend, mit zum Teil dickrandigen Gewebeplatten.

Raphidenzellen im Palisadengewebe und Schwammgewebe, in Begleitung der Nerven, in den Zacken und Zotten.

An den größeren Nerven der Ober- und Unterseite vereinzelt Zotten ohne sich ablösende Oberflächenzellen, welche häufig hakenförmig gekrümmt sind. Daneben an denselben Nerven unverzweigte, lange, mehrzellige, einreihige Haare, deren basale Zellen meist kurz und langgliedrig sind, während die Endzellen in der Regel lang ausgezogen und dünnwandig erscheinen.

Actinidia melanandra Franch., Bock-Rosthorn n. 1822, Nan ch'uan, Herb. Berol.

Oberseitige und unterseitige Epidermiszellen polygonal und starkwandig. Unterseitig sehr starkwandige Papillen. Spaltöffnungen zahlreich, von mehreren Nachbarzellen umgeben. Blattbau bifacial. Palisadengewebe zweischichtig. Die zweite Schicht neigt zu Faltenbildungen und Unregelmäßigkeiten in der Form. Schwammgewebe mit mäßig großen Intercellularen. Leitbündel des Seitennervs 1. Ordnung von einer Scheide aus sklerosierten Zellen umgeben, welche mit der oberseitigen Epidermis durch kollenchymatisches Gewebe verbunden ist. Nächst kleinere Nerven gleichfalls durchgehend, mit zum Teil dickwandigem Gewebe. Raphidenzellen mit dünnen und zum Teil sehr dicken, styloidenartigen Nadeln im Palisadengewebe, im Schwammgewebe, in Begleitung der Nerven, in den Zacken und in den Zotten.

Zwischen Hauptnerv und Seitennerv 1. Ordnung mehrzellige, einreihige, ziemlich dünnwandige Haare, kleine Domatien bildend; dieselben Haargebilde sehr zerstreut auch auf Blattoberseite und Blattunterseite.

Actinidia melanandra Franch. var. *latifolia* E. Pritzel, Bock-Rosthorn n. 1823, Nan ch'uan, Herb. Berol.

Oberseitige Epidermiszellen mäßig starkwandig, mit gebogenen Seitenrändern. Unterseitige Epidermiszellen ziemlich dünnwandig, mit schwach gebogenen Seitenrändern. Spaltöffnungen zahlreich, mit mehreren Nachbarzellen. Blattbau bifacial. Das Palisadengewebe besteht aus zwei Schichten, deren zweite zu Faltenbildung und Unregelmäßigkeiten in der Form neigt. Schwammgewebe ziemlich locker. Leitbündel des Seitennervs 1. Ordnung von einer Scheide aus sklerosierten Zellen umgeben. Diese mit der oberseitigen Epidermis durch kollenchymatisches Gewebe verbunden. Kleinere Nerven mit ziemlich dünnwandigem Gewebe durchgehend.

Raphidenzellen im Palisadengewebe und Schwammgewebe, in Begleitung der Nerven und in den Randzähnen. Im Palisadengewebe und Schwammgewebe neben dünnen Nadeln auch Übergänge zu Styloiden. An der Blattoberseite und Blattunterseite Haarformen, die an der Basis dickwandig und 2—3reihig sind, im Verlauf nach oben aber einreihig und zartwandig werden.

Actinidia polygama Planch., Maximovicz, Bay Poßjet, H. M.

Oberseitige Epidermis mit papillenartig vorgewölbter Außenwand. Seitenränder der oberseitigen und unterseitigen Epidermis schwach gebogen. Spaltöffnungen zahlreich, meist von mehreren Nachbarzellen umgeben. Blattbau bifacial. Palisadengewebe zweischichtig, mit ziemlich kurzen und breiten, nicht sehr regelmäßigen Zellen mit ondulierten Längswänden, die in der zweiten Schicht zu Faltenbildung neigen. Schwammgewebe mit mäßig großen Intercellularen. Leitbündel des Seitennervs 1. Ordnung mit der oberseitigen und unterseitigen Epidermis durch kollenchymatisches Gewebe verbunden. Nächst kleinere Nerven mit zum Teil ziemlich dickwandigem Gewebe durchgehend.

Raphidenzellen in Begleitung sämtlicher Nerven, im Palisadengewebe und Schwammgewebe, in den Zacken und Zotten.

An den größeren Nerven sehr vereinzelt unverzweigte, mehrzellige, mehr oder minder lange Haare.

Actinidia strigosa Hook. et Thoms., Griffith No. 57, Himalaya, H. M.

Oberseitige Epidermiszellen mit geraden, getüpfelten Seitenrändern. Unterseitige Epidermis mit gebogenen, dünnen Seitenrändern. Spaltöffnungen zahlreich, meist von mehreren Nachbarzellen umstellt. Blattbau bifacial. Palisadengewebe zweischichtig und ziemlich langgliedrig; die zweite Reihe zeigt ab und zu Neigung zu Faltenbildung. Schwammgewebe zartwandig, mit kleinen Intecellularen. Leitbündel des Seitennervs 1. Ordnung von einer Scheide aus sklerosierten Zellen umgeben. Diese mit der oberseitigen Epidermis durch Kollenchymstrang verbunden. Nächst kleinere Nerven mit zum Teil starkrandigem Gewebe durchgehend.

Raphidenzellen im Palisadengewebe, Schwammgewebe, in Begleitung der Nerven und in den Randzähnen.

An den größeren Nerven mehrzellige, unverzweigte, ziemlich lange, dünnwandige Haare.

Actinidia tetramera Maxim (Syn.: *Clematoclethra Giraldii* Diels) sec. Komarov in Acta Horti Petropolit. XXIX, p. 97, Giraldi n. 1709, Huan tou shan, Herb. Berol.

Oberseitige Epidermiszellen mit starker Außenwand und geraden oder gebogenen Seitenrändern. Unterseitige Epidermiszellen mit starker Innen- und Außenwand und ondulierten Seitenrändern. Spaltöffnungen zahlreich, von mehreren Nachbarzellen umgeben. Blattbau bifacial. Das Palisadengewebe besteht aus zwei Reihen zartwandiger, breiter und kurzer Zellen, die meist als Armpalisaden ausgebildet sind. Schwammgewebe zartwandig und mehrschichtig, mit kleinen Intercellularen. Leitbündel des Seitennervs 1. Ordnung im untern Teile von sklerosierten Zellen umschlossen. Auch gegen die oberseitige Epidermis zu wurden einige derartige Stellen beobachtet. Die nächst kleineren Nerven sind mit parenchymatischen Gewebeplatten durchgehend.

Raphidenzellen im Schwammgewebe, in Begleitung der Nerven und in den Randzähnen.

Am Hauptnerv des Blattes sind spärlich zottenartige Gebilde ohne sich ablösende Oberflächenzellen inseriert. Daneben vereinzelt mehrzellige, einreihige Deckhaare, die teils nur aus ein oder zwei dickwandigen, nicht sehr langen Zellen bestehen, teils auch aus mehreren, wobei dann meistens die Endzelle lang ausgezogen erscheint. Zwischen Hauptnerv und Seitennerv 1. Ordnung Domatien von einreihigen, mehrzelligen Haaren.

Struktur des Pollen.

Actinidia chinensis Planch-Schult., ex. Herb. Zucarinii, Hongkong, H. M.

Die Pollenkörner sind rund, messen ca. 40 μ im Durchmesser, sind mit 3 Austrittszellen versehen und besitzen Längsfurchen. Die Exine bildet kleine Wärzchen.

Struktur der Samenanlage.

Actinidia chinensis Planch.-Schult., ex. Herb. Zucarinii, Hongkong, H. M

An dem vielfächrigen Fruchtknoten sitzen im Winkel der Fruchtblätter zahlreiche, anatrope Samenanlagen, deren Funiculus in seinem unterem Teile kropfartig angeschwollen ist. Der 438 μ lange und 35 μ breite Nucellus wird von einem einschichtigen, zylindrischen Mantel aus kurzen, prismatischen, im Schnitt palisadenartig erscheinenden Zellen umgeben, wie auch Van Tieghem loc. cit. beobachtet hat. Am Chalaza- und Mikropylenpole befinden sich über dem Nucellus Gruppen von deutlich differenzierten Zellen, die sich mit Chlorzinkjod intensiver gelb tingieren.

Struktur des Samen.

Actinidia Kolomikta Max., Hort. Bot. Karlsruhe.

Der Same ist flach eiförmig, 2—2½ mm lang, mit warziger Oberfläche versehen. Der Durchmesser der prismatischen Epidermiszellen beträgt durchschnittlich 106 : 140 μ, ihre Höhe mißt 60 μ. Die innere Tangentialwand der Zelle ist verdickt, und zwar bis zu einer Höhe von 30 μ, und ist von Tüpfelkanälen durchzogen; diese sind in der Mitte der Wand geradlienig, während sie sich im Verlauf gegen die Seitenwände bogenartig, mit nach außen gerichteter Convexität krümmen. Das Zelllumen dringt in diese Wand als seichte Mulde oder nur in der Mitte als kleine, napfförmige Vertiefung ein. Das Zellinnere ist erfüllt von Gerbstoff. Auf die Epidermis folgen 2—3 Schichten von komprimierten Zellen, deren innerste reich an Gerbstoff ist. Das stark entwickelte Aleuron- und fettreiche Endosperm umgibt einen langgestreckten Embryo, der nahezu 2 mm (1700 μ) in der Länge und 262 μ in der Breite mißt.

Clethra.

Clethra alnifolia L., Hort. Bot. Erlang.
Clethra arborea Ait., Hort. Bot. Erlang.

Untersuchungsmaterial von verschiedenen Entwicklungsstadien.

Die primäre Rinde beider Arten ist kollenchymatisch verdickt und birgt zahlreiche, große, klumpige Drusen. Zwischen primärer Rinde und Bastteil ist im jungen Stamm (D. = $2^1/_2$ mm) von *Clethra arborea* eine deutliche, einschichtige Zone zu beobachten, aus deren Zellen sich bei vorschreitendem Alter eine Endodermis mit napfförmig verdickten Zellen entwickelt. Auch bei *Clethra alnifolia* wurde an einer Achse von 4 mm Durchmesser eine „U"-förmig verdickte Epidermis konstatiert. Nach innen entwickelt sich bei beiden Pflanzen Kork, der bei *Clethra alnifolia* zartwandig, bei *Clethra arborea* hufeisenförmig verdickt ist. Im äußeren Teil des Bastteils finden sich bei *Clethra alnifolia* dickwandige, gewöhnliche, parenchymatische Zellen und Faserzellen, bei *Clethra arborea* außerdem auch Stabzellen. Bei letztgenannter Art sind im Phloem zahlreiche Drusen und Einzelkristalle. Im Xylem sind die Gefäße unregelmäßig verteilt; sie sind mit leiterförmigen Perforationen und Hoftüpfeln, auch in Verbindung mit den Markstrahlen, versehen. Letztere sind ein- oder zweireihig, bis zu 12 Zellen hoch, in achsialer Richtung von ungleicher Höhe. Die Markzellen von *Clethra arborea* sind ungleich groß und mehr oder weniger stark verdickt. In dem an das Xylem angrenzenden Teil ist die Verdickung eine einheitlichere, stärkere. Bei *Clethra alnifolia* sind die Zellen in der Peripherie des Marks relativ englumig und stark verdickt. Das Innere des Marks ist erfüllt von großen, parenchymatischen Zellen, die inhaltsleer sind. Im Querschnitt zeigen die meisten dieser Zellen im Innern große, häufig mit Tüpfeln versehene Kreise (Anm.), die das Aussehen von Thyllen besitzen. Bei der vorgenommenen Maceration erwiesen sie sich als Eindüllungen der Zellen. Neben den größeren Zellen sind kleinere, dickwandige vorhanden, die Stärke führen und häufig abenteuerliche Formen zeigen; sie besitzen des öftern auch den einen oder andern längeren Ast sowohl in horizontaler wie auch in vertikaler Richtung, mit welchem sie sich in die benachbarten Zellen einkeilen.

Anmerkung: Von Rommel, Dissertation, Heidelberg 1898, als kreisrunde Formen mit einfachen, runden Poren beschrieben. Im übrigen stimmen die Untersuchungen im wesentlichen mit denen Rommels und Möllers (Anatomie der Baumrinden, pag. 204) überein. Bei letzterem wurde die Erwähnung der oben genannten Endodermis vermißt.

Struktur des Blattes.

Cl. alnifolia L., Hort. Bot. Erlang.
Cl. arborea Ait., Hort. Bot. Erlang.
Cl. tomentella Rolfe, Loher n. 6193, Philippinen, H. M.
Cl. tomentosa Lam., Hort. Monac., H. M.

Die oberseitigen Epidermiszellen haben gerade oder nur schwach gebogene Seitenränder und eine gekörnelte (*Cl. arborea* und *Cl. tomentella*) oder gestreifte (*Cl. alnifolia* und *Cl. tomentosa*) Cuticula. Die unterseitigen Epidermiszellen sind nur bei *Cl. arborea* mit dickwandigen, geraden Seitenrändern versehen, bei allen anderen Arten sind dieselben gebogen und ziemlich dünnwandig. Die zahlreichen Spaltöffnungen sind meist von mehreren Nachbarzellen umgeben, zum Teil ist untergeordnet auch der Cruciferentypus vertreten.

Das Mesophyll ist bifacial. Das Palisadengewebe besteht aus 1 oder 2 Reihen von ziemlich langen, schmalen, gewöhnlichen Zellen, an welche bei *Cl. arborea* und *Cl. tomentosa* eine Sammelzellenartig ausgebildete Schicht anschließt. Die erste Schicht des Schwammgewebes neigt bei *Cl. arborea* und *Cl. tomentosa* zu Faltenbildung, aber nur sehr vereinzelt.

Das Gefäßbündel des Seitennervs 1. Ordnung ist von einer mechanischen Scheide aus sklerosierten Zellen umschlossen, welche mit der oberseitigen Epidermis durch einen Strang ähnlich beschaffener Zellen verbunden ist. Der nach unten vorspringende Teil des Nerven wird von kollenchymatischem Begleitgewebe gebildet. Die kleineren Nerven sind gleichfalls durchgehend, bei *Cl. tomentella* mit dickwandigem Gewebe. Im Palisaden- und Schwammgewebe und in der Umgebung der größeren Nerven kommen zahlreiche, klumpige Kristalldrusen vor.

An der Blattunterseite von *Cl. tomentella* sind zahlreiche 5, 6 oder 7 strahlige, dickwandige Sternhaare, die vereinzelt auf 2 oder 3 Strahlen reduziert sind. Die Blattunterseite von *Cl. tomentosa* bedecken dicht mehrstrahlige Sternhaare, deren Strahlen dickwandig und häufig mit dünneren Scheidewänden versehen sind und sich peitschenartig nach allen Richtungen des Raumes ausbreiten und am Grunde auf eine kleine Strecke verwachsen sind. Die benachbarten Epidermiszellen ziehen sich hierbei meist am Haarkörper hinauf und bilden so einen Haarsockel. Oberseits sind in geringerer Anzahl Sternhaare mit parallel zur Blattfläche ausgebreiteten, dickwandigen Strahlen. Bei *Cl. alnifolia* und *Cl. arborea* wurden, im Gegensatz zu Rommel, der diese beiden Arten als unbehaart bezeichnet, hauptsächlich unterseits an den größeren Nerven unverzweigte, dickwandige, mit Scheidewänden versehene Haare, die bei *Cl. arborea* im wesentlichen schlanker gebaut sind, gefunden. Bei dieser letzteren Art sind an der Oberfläche zerstreut auch mehrstrahlige, dickwandige Sternhaare am jungen Blatt beobachtet worden.

Die Randzähne bergen eine Gefäßbündelendigung, am Grunde einige Drusen im Innern und besitzen meist mehrere kreisrunde Wasserspalten.

Struktur des Pollens.

Cl. arborea Ait., Hort. Bot. Erlang.

Die Pollenkörner sind ziemlich flach, dreikantig, glatt und mit 3 Austrittszellen versehen. Die Entfernung von Kante zu Kante mißt ca. 45 μ.

Struktur der Samenanlage.

Cl. arborea Ait., Hort. Bot. Erlang.

Der 3jährige Fruchtknoten trägt an 3 plazentaren Auswüchsen zahlreiche, anatrope Samenanlagen. Der schmale Nucellus (er mißt 140 μ in der Länge, 26 μ in der Breite) wird von einem einschichtigen, zylindrischen Mantel aus kurzen, prismatischen, im Schnitt palisadenartig erscheinenden Zellen umgeben. Am Chalaza- und Mikropylenpole befinden sich über dem Nucellus Gruppen deutlich differenzierter Zellen, welche sich mit Chlorzinkjod intensiver gelb tingieren.

Struktur des Samen. Mat. sup. cit.

Die Epidermiszellen des kleinen ($1^1/_2$ mm Längsdurchmesser), länglich eiförmigen, plattgedrückten Samen sind in der Flächenansicht lang gestreckt und an der Innenwand mit großen, runden, zahlreichen Tüpfeln versehen, so daß dieselbe netzartig verdickt erscheint. Im Querschnitt zeigt sich die Membran nur in geringem Maße an der Innenwand und den angrenzenden Seitenwänden, welche die gleichen großen Tüpfeln besitzen, verdickt. (Siehe auch die Abbildung bei Peltrisot, Développement et structure de la graine chez les Ericacées, pag. 68, Fig. 146.) Der schmale, flügelartige Saum des Samen, den auch Baillon, Histoire des plantes, XI, pag. 142, erwähnt, wird nur von den beiderseitigen Epidermisschichten, die sich über den Samenkörper hinaus erstrecken, gebildet. Auf die Epidermiszellen folgen 2 – 3 Schichten von komprimierten Zellen, die mit Gerbstoff gefüllt sind. Das stark entwickelte, aleuron- und fettreiche Endosperm umgibt einen Embryo von etwa 400 μ Länge und 160 μ Breite.

Clematoclethra.

Struktur der Achse.

Clem. Faberi Franchet, Farges, Tchen-kéou-tin, Herb. Paris.
Clem. grandis Hemsley, Pratt. n. 68, Tachienlu, Herb. Berol.
Clem. scandens (Franch.) Maxim, David, Moupine, Herb. Paris.
Clem. strigillosa Franchet, Farges, Tchen-kéou-tin, Herb. Paris.

Der Kork ist subepidermal und bei *Clem. Faberi, grandis* und *scandens* dünnwandig. Die primäre Rinde ist meist im äußern Teil kollenchymatisch ausgebildet und birgt Raphidenzellen in nicht allzu großer Anzahl. Der Pericykel besteht aus einem nicht geschlossenem Ring aus Bastfasern. Der Bastteil führt reichlich Kristallsandzellen, während die Raphidenzellen nur untergeordnet erscheinen. Die Gefäße sind zerstreut und sind mit Hoftüpfeln, auch in Berührung mit Markstrahl- und Holzparenchym und mehr oder minder reichspangigen, leiterförmigen Perforationen versehen. Bei *Clem. grandis* und *strigillosa* wurden zuweilen auch langgezogene, elliptische, einfache Perforationen beobachtet. Die Markstrahlen sind ein- oder zweireihig, zuweilen bis 17 Zellen hoch und in achsialer Richtung von ungleicher Höhe. Nach innen schließen sich an den Holzteil 3—4 Reihen stark verdickter, parenchymatischer Zellen an und auf diese folgt weitlumiges, dünnwandiges Mark.

Struktur des Blattes.

Clem. actinidioides Maxim., Potanin, China borealis, Herb. Horti Petropol.

Clem. cordifolia Franchet, Farges n. 728, Tchen-kéou-tin, Herb. Paris.

Clem. Faberi Franchet, Farges, Tchen-kéou-tin, Paris; Rosthorn n. 447, Seczuan, Herb. Berol., sec. Diels.

Clem. Francheti Kom., Potanin, Seczuan, Herb. Horti Petropol.

Clem. grandis Hemsley, Pratt n. 68, Tachienlu, Herb Berol, sec. Hooker Ic.

Clem. lasioclada Maxim, Giraldi n. 1781, Huan-tou-shan, Herb. Flor; Giraldi n. 1708, Herb. Berol, sec. Diels; Giraldi n. 1781, Herb. Berol. (*Cl. tomentella* apud Diels.)

Clem. lasioclada Maxim. forma nova, Rosthorn n. 2416, Seczuan, Herb. Berol.

Clem. scandens (Franchet) Maxim., Piasezky, kansu, Ti-dao-dshao, Herb. Acad. Petropol.; Giraldi n. 1791, Monte Huan-tzo-pin, Shen-si-mer, Herb. Flor. et Berol.

Clem. tomentella Franchet, Wilson n. 2181, West Hupeh, Herb. Berol.

Clem. strigillosa Franchet, Farges, Tchen-kéou-tin, Herb. Paris.

Clem. tiliacea Kom., Soulié n. 589, Ta-tsin-lou, Herb. Paris.

Clem. Wilsoni Hemsl., Wilson n. 3248, Western China, Herb. Kew, sec. Hooker Ic.

Bemerkungen zu den Materialien.

Zu *Clem. Faberi:* In Franchet's Originaldiagnose von *Clem. Faberi* (Plantes nouvelles de la Chine occidentale. Journal de Bot. Tom. VIII, 1894, pag. 274) sind 2 Materialien zitiert: eines von Faber, Mont Omei, Herb. Reg. Kew., welches nicht zugänglich war, und ein zweites von Farges, Tchen-kéou-tin, Herb. Paris, von welchem ein fast vollständiges Blättchen mit Stiel vorlag, das aber in exomorpher Beziehung nicht ganz mit der Diagnose übereinstimmt. Der Blattstiel erscheint zwar „graciliter petiolata", ist aber nicht „tenuissime rufo lanuginosa, demum glaber", sondern ausgesprochen glaber. Die Blattform wäre eher als ovata, nicht ovato-lanceolata, wie in der Diagnose, zu bezeichnen. Das Blattstück erinnert vielmehr an das von Giraldi n. 1708 in Herb. Berol. *Cl. lasioclada* Maxim. apud Diels. Hingegen haben die Blätter von *Clem. Faberi* Franch., Rosthorn n. 447, Herb. Berol., welche Pflanze gleichfalls bei der Untersuchung vorlag, ganz andere, mehr typisch lanzettliche Blattform. Die Blattstiele sind allerdings etwas dicker, nicht so ausgesprochen graciles. Dagegen kann die Behaarung der Blattunterseite wieder ganz gut auf per totam paginam pube rufo lanuginosa brevissime laxa vestitus der Diagnosa von *Cl. Fa-*

beri bei Franchet bezogen werden. In anatomischer Hinsicht, was Epidermis, Armpalisadengewebe, Nerv, einzellreihige Trichome und die Raphiden- und Sandverteilung anbetrifft, stimmt das Original von Farges mit dem Berliner Material überein. Jedoch ist bei letzterem die Papillenbildung unterseits entschieden deutlicher und die Zottenbildung, die allerdings am Original von Farges nur sehr spärlich und nur am Hauptnerv ausgebildet ist, unterbleibt hier vollständig.

Zu *Clem. lasioclada* Max: *Clem. lasioclada* Maxim. forma nova apud Diels. Rosthorn n. 2416, unterscheidet sich von den andern, oben unter *Clem lasioclada* Maxim. erwähnten Materialien in anatomischer Hinsicht durch die Behaarung der Unterseite (welche von den für *Clematoclethra* charakteristischen Haaren mit zum Teil nach abwärts gebogener Endzelle gebildet ist) durch die geraden Seitenränder der oberseitigen Epidermis und durch das Vorkommen von Zotten am Hauptnerv an der Blattoberseite.

Zu *Clem. scandens* (Franchet) Maxim.: Komarov (Kom. Revisio critica specierum generis *Clematoclethra* Max. Acta Horti Petropol., XXIX. pag. 83) sind zwei Materialien zitiert: David, Moupine, welche Pflanze Franchet bei seiner Originaldiagnose vorgelegen hat (Franchet, Plantae Davidianae ex sinarum imperio. Nouvelles archives du Mus. d'hist. nat. X. 1887—88, pag. 53) und zweitens Piasezky, Kansu. Die letztere hat Maximovicz mit der David'schen Pflanze verglichen, und gibt in Plantae chinenses, Acta Horti Petropol. XI., 1890, pag. 36, folgende abweichende Merkmale an: spec. nostr. a fig. et descr. autoris differt ramulis petiolisque minus strigosis, pedunculo glabro (pedicello tamen tomentello) et praesertim sepalis liberis valde imbricatis. Auf Grund dessen hat sie Baillon in Bulletin Soc. Linn. de Paris, 1890, pag. 873, als eigne Art, nämlich *Clem. Maximoviczi* aufgestellt, während sie Komarov loc. cit. als Synonim für *Clethra scandens* angibt. Von der David'schen Originalpflanze war mir nur ein kleines Achsenstückchen zugänglich. Außerdem lag zur Untersuchung ein unvollständiges Blättchen des Piasezky'schen Materials vor, das durch die Akademie der Wissenschaft von Petersburg zugegangen war; ferner ein Blatt von Giraldi n. 1791 aus dem Florentiner Herbar und Giraldi n. 1791 aus dem Berliner Herbar, welches vollständig mit der Originaldiagnose von Franchet übereinstimmt. Dieses letztere (und mit ihr übereinstimmend G. n. 1791 Herb. Flor.) zeichnet sich in anatomischer Hinsicht dem Petersburger Material gegenüber aus durch das Fehlen der Papillenbildung an der unterseitigen Epidermis, durch ziemlich reichliches Vorhandensein von Zotten an den Nerven der Blattoberseite und dem Seitennerv 1. Ordnung an der Blattunterseite (bei dem Piasezky'schen Material konnte nur eine einzige Zotte konstatiert werden) und durch den dichten Filz von einreihigen Deckhaaren an der Blattunterseite. Bei dem Material von Piasezky kommen diese nur sehr zerstreut vor.

Im Wesentlichen sind die Ergebnisse der Blattuntersuchung folgende: Die oberseitigen Epidermiszellen haben meist gerade oder nur schwach gebogene, nicht sehr dünne Seitenränder; stark gebogen wurden sie nur bei *Clem. grandis* und *tomentella* befunden. Auch die Seitenränder der unterseitigen Epidermiszellen sind meist nur schwach gebogen. Bei *Clem. tomentella* ist eine deutlich gekörnelte Struktur der Cuticula vorhanden. Zu erwähnen ist auch die Neigung zur Papillenbildung bei vielen Arten (*Clem. actinidioides, Clem. cordifolia, Clem. Faberi, Clem. tiliacea, Clem. lasioclada, Clem. scandens* Giraldi n. 1791, *Clem. Wilsoni*), jedoch sind die Papillen infolge der zartwandigen Zellen, die beim Herbarmaterial Pressung erlitten, meist nicht deutlich wahrzunehmen. Das Mesophyll ist bei bei sämtlichen Arten bifacial gebaut. Meist besteht das Palisadengewebe aus 1 oder 2 Reihen ziemlich breite, nicht sehr regelmäßige Zellen, von denen die zweite bei *Clem. cordifolia, Clem grandis, Clem scandens* zu Faltenbildung neigt und bei *Clem. grandis, lasioclada* inclus. forma nova direkte Übergangsformen zum Schwammgewebe zeigt. Interessant sind die Verhältnisse bei *Clem. strigillosa:* fast an allen Stellen des Blattrandes oder in nächster Nähe desselben sind unter der oberseitigen Epidermis 1 oder 2 Schichten deutlicher, zartwandiger, breiter Armpalisadenzellen vorhanden; diese Struktur aber verschiebt sich bald gegen die Mitte des Blattes zu in eine tiefere Schicht, die in dem zweiten Drittel des Blattquerschnittes liegt, und ihre Stelle nehmen dann dichtgedrängt schwammparenchymartige, reich gefältelte, zartwandige Zellen ein. Das Schwammgewebe ist im allgemeinen als mäßig dicht und mäßig dünnwandig zu bezeichnen und nimmt meist ungefähr ein Drittel der Blattfläche ein. Bei *Clem. scandens*, Piasezky'sches Material, haben die obern Schwammgewebezellen nach Collenchymart verdickte Wandungen. Das Leitbündel des Seitennerven 1. Ordnung ist bei *Clem. actinidioides, Clem. grandis, Clem. strigillosa, Clem. tiliacea* mit der oberseitigen und unterseitigen Epidermis nur durch zum Teil kollenchymatisches Gewebe verbunden und besitzt keine faserähnlichen Elemente, während bei *Clem. lasioclada*, inkl. *Clem. lasioclada* forma nova, und *Clem. strigillosa* in Begleitung des Weichbastes vereinzelte Bastfasern beobachtet wurden, die sich bei *Clem. Faberi, Clem. Francheti* und *Clem. Wilsoni* häufen und den untern Teil des Leitbündels im Halbkreis umgeben, während sie auch hier über dem Leitbündel nur in geringer Anzahl vertreten sind. Die kleineren Nerven sind sämtlich durchgehend, bei *Cl. scandens* und *Clem. Wilsoni* mit zum Teil dickwandigem Gewebe.

Charakteristisch für die Gattung ist das Vorhandensein von Kristallsand, der meist im Bastteil und im Begleitparenchym der Nerven und zum Teil auch unabhängig von denselben im Palisaden- und Schwammgewebe, so bei *Clem. Faberi* und *Clem. scandens* (Giraldi n. 1796), deutlich tetraedrische Struktur der Kristallkörnchen zeigt. Bemerkenswert ist die faserartige Beschaffenheit der Sandzellen bei *Clem. scandens*, Piasezky'sches Material. Im Blatte von *Clem. strigillosa* allein konnte kein Sand gefunden werden, jedoch ist er auch hier wenigstens in der Achse reichlich vertreten. Raphiden wurden bei sämtlichen Arten gefunden, zum

Teil in den Nerven und ihrer Umgebung, nur selten frei im Palisaden- und Schwammgewebe (z. B. *Clem. Faberi).* Bei *Clem. lasioclada* forma nova, *Clem. cordifolia, Clem. scandens* und *Clem. Wilsoni* sind sie dem Kristallsand gegenüber nur untergeordnet vertreten; von mehreren Arten, so von *Clem. Faberi, Clem. tiliacea* und *Clem. tomentella,* läßt sich behaupten, daß Sandzellen vorwiegend in den größeren Nerven und ihrem Begleitparenchym, Raphidenzellen häufiger in den kleineren Nerven sich finden. Einzellreihige, mehrzellige, zum Teil ziemlich dickwandige Haarformen, deren Endzellen mehr oder minder deutlich die Tendenz zeigen, im spitzen oder stumpfen Winkel von der normalen Richtung abzuweichen, wurden bei allen Arten beobachtet. Zum Teil dicht des Blattes Unterseite bedeckend, so bei *Clem. scandens* Giraldi n. 1791, *Clem. tomentella* (hier auch zerstreut dieselben Haare an der Blattoberseite) und *Clem. Wilsoni,* zum Teil nur isoliert auf derselben, z. B. bei *Clem. scandens,* Piasezkysches Material, oder nur vereinzelt an den größeren Nerven, z. B. bei *Clem. Franchete* oder zwischen Hauptnerv und dem Seitennerv 1. Ordnung an der Blattunterseite, kleine Domatien bildend, in welchem Falle die obenerwähnte Biegung der Endzelle kaum oder gar nicht ausgeprägt ist, z. B. bei *Clem. grandis, Clem. tiliacea, Clem. strigillosa* (hier außerdem auch an der Blattoberseite, am Hauptnerv und an den Seitennerven 1. Ordnung in Umgebung der Abzweigungsstelle). Bei den Haarformen von *Clem. Wilsoni* ist hervorzuheben, daß sie sich nicht selten an ihrem Ende sichelartig krümmen und daß ihre Basis verbreitert und mit Tüpfeln versehen ist. Zottenartige Gebilde ohne sich ablösende Oberflächenzellen und ohne Raphiden wurden, abgesehen von *Clem. Francheti, Clem. grandis* und *Clem. lasioclada,* ausgenommen forma nova, bei den übrigen Arten, und zwar meist nur in geringer Anzahl an den größeren Nerven beobachtet.

Die Randzähne sämtlicher Arten sind zottenartig, bergen Gefäßbündelendigung und Raphiden im Innern und sind nicht selten mit mehreren Wasserspalten versehen. Im Winkel, den Blattrand und Zahn bilden, und in der Umgebung des Zacken am Blattrand wurden nur bei *Clem. strigillosa* dickwandige, einzellreihige, meist zweizellige Haare beobachtet; zum Teil reihen sich hier an 1 oder 2 starkwandige, basale Zellen mehrere dünnwandige an.

Struktur des Pollen.

Clem. Francheti Kom., Potanin, Seczuan, Herb. Hort. Petropol.

Die Pollenkörner sind rund bis ellipsoidisch, haben 3 meridionale Längsfurchen, 3 Austrittsstellen und glatte Exine.

Struktur der Samenanlage.

Clem. Faberi Franch., Rosthorn n. 447, Seczuan, Herb. Berol.

Der fünffächrige Fruchtknoten trägt an 5 vom Zentrum ausgehenden, plazentaren Auswüchsen mehrere anatrope Samenanlagen, in deren Funiculus häufig Kristallsandzellen sich finden. Der schmale und kurze Nucellus (er mißt 85 μ : 25—30 μ) wird der Länge nach von in der Flächenansicht kurz und palisadenartig erscheinenden Zellen begleitet, welche sich auch eine Strecke der hier sehr tiefen, kanalartigen Mikropyle entlang verfolgen lassen. Über dem Nucellus, am Chalazapole befindet sich eine Gruppe von deutlich differenzierten Zellen, welche sich mit Chlorzinkjod intensiv gelb färbt.

Struktur des Samen.

Material lag in einem einzigen, nicht ganz ausgereiften Samen von *Clem. Faberi* Franch., Rosthorn n. 447, Seczuan, Herb. Berol., vor. Die Frucht ist eine Steinfrucht, deren Endocarp, das aus Faserzellen besteht, einen abgeflachten, eiförmigen Samen von $1^1/_2$ mm fest umhüllt. Die Epidermis ist zartwandig und reich an Raphiden. Der Embryo mißt nahezu 1 mm in der Länge und wird von einem fettreichen, keine Stärke führenden Endosperm umgeben

Über die systematische Stellung von Sladenia.

Ich habe auch das im Münchner Herbar vorhandene Kurz'sche Original der *Sl. celastrifolia* Kurz Ms. (publiziert in Hooker, Flora of British India, I., 1874, pag. 281) untersuchen können. Während Dyer am angegebenen Ort (siehe auch Durand, Index, 1881, pag. 35) die in Rede stehende Gattung den Ternstroemiaceen und zwar der Tribus der Ternstroemieen zuzählt, wird sie von Gilg in den natürlichen Pflanzenfamilien als wenig bekanntes Genus von unsicherer Stellung den Dilleniaceen zusammen mit *Lanosia Blanco* angereiht.

Die exomorphen Verhältnisse der Blüte sprechen für die Zugehörigkeit zu den Ternstroemiaceen. Kelchblätter 5, mit schwach pergamentartiger Textur, nach $^3/_5$ imbriziert, frei. Kronblätter frei, nach $^3/_4$ imbriziert. Staubblätter 12, frei, mit lanzettlich-pfeilförmigen, vierfächrigen, am Rand durch einzellige Haare gewimperten Antheren, deren hintere, längere Fächer sich mit einem gemeinsamen, nach unten sich abschmälernden, apikalen Schlitz öffnen. Fruchtknoten oberständig, dreiblättrig und dreifächrig, mit je 2 Samenanlagen in den Fächern. Samenanlagen an der Spitze des Faches entspringend, mit doppeltem Integument, das innen lang vorgezogen; Mikropyle nach oben.

Mit den Dilleniaceen besteht sicher keine nähere Verwandtschaft, vor allem trennt sie sich in anatomischer Hinsicht durch den vollkommenen Mangel an Raphiden ab; der oxalsaure Kalk ist hier in Blatt und Achse nur in Form von Drusen ausgeschieden. Im übrigen sei über die Anatomie dieses Genus folgendes bemerkt.

Struktur der Achse.

Sladenia celastrifolia Kurz, ex Herb. Kurz, Burma, H. M.

Kork: subepidermal, dünnwandig.

Primäre Rinde: Zellen dickwandig, mit Tüpfeln versehen, weitlumig. Reich an Drusen und Einzelkristallen.

Pericykel: Kontinuierlicher Ring aus Bastfasern und parenchymatischen Sklerenchymzellen.

Bast: Reich an Drusen.

Holzteil: Gefäße mit reichspangigen, leiterförmigen Perforationen und Hoftüpfeln, auch in Verbindung mit den Markstrahlen und dem Holzparenchym. Prosenchym gleichfalls mit kleinen Hoftüpfeln versehen.

Markstrahlen ein- oder seltner zweireihig, bis zu 22 Zellen hoch Markstrahlenzellen in achsialer Richtung gestreckt.

Mark: Zellen dünnwandig und weitlumig.

Blattstruktur.

Oberseitige Epidermis: Seitenränder dickwandig, gebogen, mit schwachen Randtüpfeln versehen; Cuticula mit starken, unregelmäßigen Leisten.

Unterseitige Epidermis: Seitenränder ziemlich dickwandig, unduliert, mit starken Randtüpfeln versehen. Cuticula auch hier mit etwas weniger deutlichen Leisten wie an der Oberseite versehen. Spaltöffnungen zahlreich, mit 3 bis 6 Nachbarzellen. Im Querschnitt treten an den Schließzellen die Cuticularleisten, die auch im Flächenschnitt durch andre Lichtbrechung ins Auge fallen, deutlich hervor. Auch ist die starke Verdickung der Innenseite der Bauchzellen bemerkenswert.

Mesophyll bifacial. Eine Reihe ziemlich breiter, einfacher Palisadenzellen. Schwammgewebe mehrschichtig.

Gefäßbündel des Seitennervs 1. Ordnung von einer Scheide aus faserartigen Zellen umgeben.

Kleinere Nerven sind durchgehend.

Kristalldrusen im Bastteil der Nerven und im Schwammgewebe.

Über die Diathermie einiger Carbon-„Farne“.

Von

R. Potonié

aus Berlin-Lichterfelde-West.

Mit Tafel VI und 5 Abbildungen im Text.

1. Von der Mazerationsmethode.

Es ist in weiteren Kreisen wenig bekannt, daß man aus inkohlt erhaltenen Pflanzenresten (sogar des Palaeozoikums) oft recht gute mikroskopische Präparate herstellen kann. Die jüngsten bedeutenden Erfolge in dieser Richtung hat W. Gothan zu verzeichnen. Ihm ist es u. a. geglückt, zumteil sogar die oberen und unteren Blattepidermen einiger Neuropteriden des Carbons der mikroskopischen Untersuchung zugänglich zu machen, ein Erfolg, der in solcher Vollendung und an so altem Material gewiß überraschend ist, zumal sich die Kohle nicht von dem Gestein, dem sie aufsaß, loslösen ließ.[1])

Auch mir ist es schon vordem gelungen, die im folgenden beschriebenen Epidermen von Carbon-„Farnen“ zu gewinnen, wobei sich herausstellte, daß man bei geduldigem Arbeiten nicht so ganz und gar auf Glücksfälle angewiesen ist, wie es nach früheren Versuchen schien. Die meisten meiner Präparate stammen von Pflanzenresten, die sich ebenfalls nicht von ihrer Gesteinsunterlage loslösen ließen.

Ehe mit der Beschreibung der neuen Epidermispräparate begonnen sei, soll zunächst einiges über die als Mazerationsmethode bezeichnete Technik ihrer Gewinnung bemerkt werden.

Es kommt bei inkohlten Pflanzenresten, namentlich des Mesozoikums vor, daß von den kohligen Blättern überhaupt nur noch die Epidermis erhalten ist und sich mit Leichtigkeit abheben läßt. Solche Epidermen scheinen sich ihrer chemischen Zusammensetzung nach nicht allzusehr von dem Zustande entfernt zu haben, den

---

[1]) Gothan, W., Über die Epidermen einiger Neuropteriden des Carbons. (Jahrb. d. Kgl. Preuß. Geol. Landesanst. 1914.)

z. B. auch die Epidermen solcher Pflanzen aufweisen, die in einem Herbarium aufbewahrt worden sind. Gehören doch gerade die kutinisierten Zellen der Blattoberhaut zu den chemisch stabilsten Teilen des Pflanzenkörpers. Ihr guter Erhaltungszustand ist also verständlich, zumal wenn man sich vergegenwärtigt, daß der inkohlte Pflanzenrest, seit er von Sedimenten eingebettet wurde, gewissermaßen in einer natürlichen Konservenbüchse gelagert hat. Solche noch fast im Urzustand befindlichen Epidermen können daher ohne weiteres unter das Mikroskop gelegt werden und zeigen oft ein Bild, das an Vollkommenheit dem rezenter Pflanzen kaum nachsteht. Aber nur selten ist die Sachlage eine so günstige. Meist hat man nicht nur Epidermen oder dergl., sondern vollständige inkohlte Pflanzenreste vor sich, die man erst präparieren muß. In einer Anzahl von Fällen lassen sich allerdings die inkohlten Blättchen etc. von ihrem Untergrunde loslösen, oder aber sie blättern auch von allein ab, aber die unter der Epidermis liegenden vergänglicheren Zellschichten sind hier noch nicht hinreichend der Selbstzersetzung anheimgefallen, um nicht schwarze, undurchsichtige Kohlenmassen zu bilden, die das mikroskopische Bild vollständig undefinierbar machen. Bei Pflanzenresten jüngerer Perioden genügt es hier in manchen Fällen, mit Javellescher Lauge zu bleichen. Meist ist man jedoch gezwungen, die abgeblätterten oder noch auf dem Gestein befindlichen Kohlenteilchen in die als „Schulzesche Mazerationsflüssigkeit" bekannte Lösung zu bringen. Diese besteht aus konzentrierter Salpetersäure, in der sich Kaliumchlorat im Überschuß befindet. Sie wirkt also stark bleichend und oxydierend. Sobald man glaubt, daß die Kohle hinreichend lange „mazeriert" hat, was man meist an dem Eintreten einer durchscheinend rotbraunen Färbung erkennt, bringt man sie in Alkali, am besten in verdünnten Ammoniak, der die oxydierten Bestandteile wegzulösen vermag,[1]) wobei er eine braune Farbe annimmt. So werden denn die chemisch resistenteren Teile des Pflanzenrestes allmählich von den bereits stärker inkohlten befreit.

Nach alledem liegt es nun nahe, für die Mazeration die verschiedensten Oxydationsmittel durchzuprobieren. Für die vorliegende Arbeit kam u. a. auch Wasserstoffsuperoxyd zur Verwendung. Wasserstoffsuperoxyd wird überall da gute Dienste leisten, wo das die inkohlten Pflanzenreste umgebende Gestein von Säuren zu stark angegriffen wird und deshalb beim Zerfallen die zu präparierenden Pflanzenteilchen zerreißt. Allerdings zerfiel auch bei der Behandlung mit Wasserstoffsuperoxyd ein Toneisenstein, aber es blieben doch die direkt unter der Kohle liegenden Partien des Gesteins erhalten. Diese letzten Spuren des Gesteins konnten mit Königswasser unter vorsichtigem Erhitzen fortgelöst werden, und dann erst durfte man den völlig befreiten Pflanzenteil dem üblichen Prozeß unterwerfen. Dies nur, um zu zeigen, wie man, um gute Resultate zu erzielen, von Fall zu Fall variieren muß.

---

[1]) Näheres hierüber findet sich u. a. in H. Potonié und Gothan, Paläobotan. Praktikum. 1913. p. 64.

2. Beschreibung neuer Präparate.

Der Verfasser der vorliegenden Arbeit hat nun eine Anzahl neuer Präparate hergestellt, deren Abbildung und Beschreibung vielleicht von Interesse ist, da noch nicht viele solche Untersuchungen gemacht worden sind.

Zunächst wurde eine Reihe von Epidermis-Präparaten von *Mariopteris muricata* genommen. Dies ist eine Pflanze, über deren Epidermis in der Literatur schon mehrmals die Rede war.[1] So hat W. Huth u. a. ein Mikrophotogramm der Blatt-Epidermis einer *Mariopteris muricata* publiziert, das nichts als langgestreckte Zellen zeigt. Weitere von mir hergestellte Epidermispräparate der wie gewöhnlich dickeren Oberhaut desselben Individuums besaßen ebenfalls weder Spaltöffnungen noch irgend welche andere Struktureinzelheiten (vergl. Tafel VI, Fig. 1). Nur ein Präparat (vergl. Tafel VI, Fig. 2) zeigte auf einer im allgemeinen ähnlichen Epidermis drei fast kreisrunde, relativ große Löcher.[2] Diese drei Löcher liegen auf Adertracen und zwar in der Nähe einer Adertracengabelung.

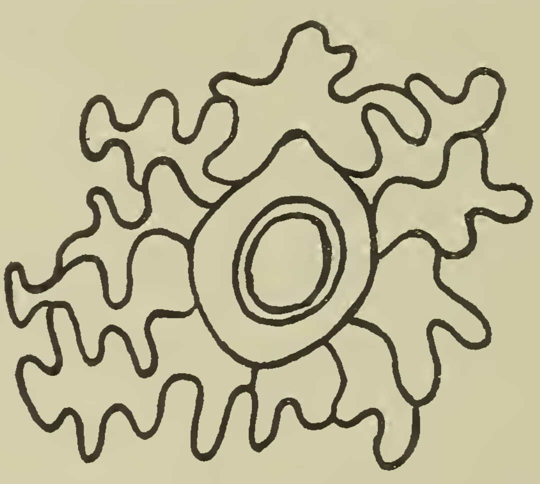


Fig. 3. Ansatzstelle eines Blatthaares von *Lonchitis Giesbregthii* L. (Trop. Amerika). Material aus dem Botan. Garten Dahlem.

Da nun die Stomata die Adertracen zu meiden pflegen, Haare aber häufig darauf zu finden sind, liegt die Vermutung nahe, daß es sich in diesen Löchern um die Ansatzstellen von Haaren oder dergl. handelt. Figur 3 zeigt zum Vergleich die Ansatzstelle eines Blatthaares von einer rezenten Lonchitisart. Diese Ansatzstelle könnte fossil als ein ähnliches Loch erkennbar sein, wie wir das auf Figur 2 beobachten. Die mehr oder minder kreisrunde Zelle, der bei der *Lonchitis* das Haar entspringt, dürfte — wenn wir einmal annehmen, die *Lonchitis* sei ein inkohltes Fossil — bei der Mazeration oder schon vorher aus der Epidermis herausfallen können und ein entsprechendes Loch hinterlassen.

---

[1] Huth, W., Über die Epidermis von *Mariopteris muricata*. (Paläobotanische Zeitschr. 1912. p. 7.) — Huth, W., Zur Kenntnis der Epidermis von *Mariopteris muricata*. (Zeitschr. d. Deutsch. Geol. Ges. 1913. p. 143.) — Potonié, R., Über Blattepidermen einiger fossilen Pteridospermen. (Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde. Berlin 1913. p. 453.)

[2] Die Blase und die Faser, die die Mikrophotographie Fig. 2 verunzieren, durfte man nicht zu beseitigen wagen, da die durch Mazeration gewonnenen Epidermen allzu zart und vergänglich sind.

Eine Epidermis, die von der Rachis des in Rede stehenden Mariopteris-Exemplars gewonnen wurde, zeigt Figur 4 der Tafel. Figur 5 wurde mit dem Zeichenprisma gewissenhaft nach dem in Figur 4 abgebildeten Präparat hergestellt. Die Photographie läßt nämlich nicht alle Zellen so scharf erkennen wie das Präparat, weil sich die Epidermis der gegenüberliegenden Seite der Rachis nicht von derjenigen, die wir im Mikrophotogramm zu oberst erblicken, loslösen ließ. Bei Anwendung von Gewalt wäre die Epidermis sicherlich zerrissen. In derselben Verteilung, in der bei den rezenten Pflanzen die Schließzellen auftreten, finden sich hier ovale Löcher. Durch den Zersetzungsprozeß sind vielleicht die Schließzellen weggefallen. Bei einem anderen Präparat derselben Rachis ist nur ein einziges deutlich ovales Loch zu finden. Im übrigen erblickt man in derselben Verteilung, in der sich bei dem soeben beschriebenen Präparat die Löcher finden, ovale, mehr dunkelbraune Flecke von derselben Größe. Diese Flecke zeigen aber meist keine besondere Struktur mehr. Nur in zwei Fällen erwiesen sie sich deutlich als zwei typische Schließzellen, so daß also tatsächlich aus den ovalen Löchern die Stomata herausgefallen sein dürften.

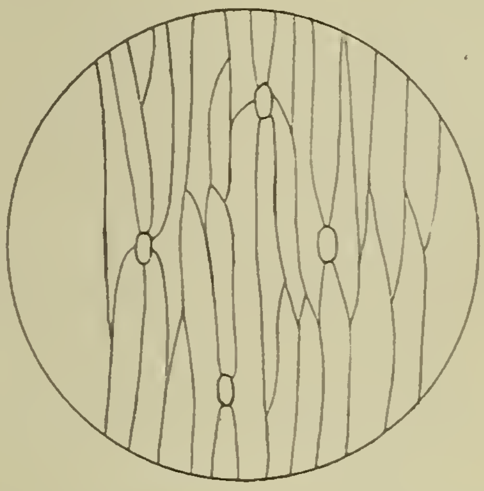


Fig. 5. Genaue Zeichnung eines Teiles der durch Fig. 4 wiedergegebenen Epidermis.

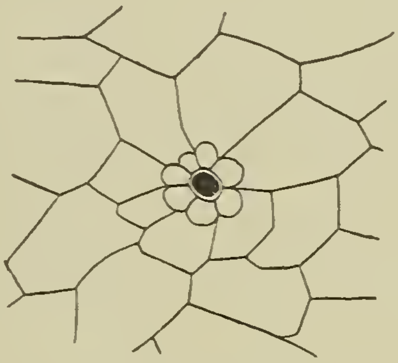


Fig. 7. Genaue Zeichnung der Zellgruppe von Fig. 6.

Ein weiteres Exemplar von *Mariopteris muricata*, das Huth mit Erfolg mazeriert hat, zeigt mehr polygonale Epidermiszellen. Hier fand Huth einen Zellkomplex, den er in der vorn zitierten Arbeit als „Atempore“ vom Marchantiaceen-Typus beschrieben hat. Von diesem Stück wurden vom Verfasser vorliegender Arbeit noch 13 Präparate hergestellt. Nur auf einem einzigen der vielen Präparate fand sich die Huthsche Atempore wieder (vergl. Fig. 6 der Tafel). Sie ist etwas besser erhalten als die von Huth gewonnene. Figur 7 zeigt ihre genaue Zeichnung. Das schwarze Innere ist zu verschrumpft, um näher definiert werden zu können. Diese Zellgruppe läßt sich wohl am besten mit den Ansatzstellen von Haaren, Drüsen etc. vergleichen, wie wir sie bei vielen rezenten Pflanzen beobachten können. Es ließe sich hiergegen allerdings einwenden, daß es sich in dem vorliegenden Falle nicht um eine derartige Bildung handeln könne, da wir ja schon die Löcher auf Figur 2 als Ansatzstellen der Haare des Mariopteris-Blattes gedeutet hätten. Das, was Figur 6 zeige, müsse also etwas anderes sein. Es kommt jedoch auch bei rezenten Formen vor, daß die Ansatzstellen der Epidermistrichome ganz verschieden aussehen. So zeigt z. B. Figur 8 einen Haaransatz, wie er von mir in einem Falle auf der Epidermis desselben rezenten Farn gefunden wurde, das wir schon vorn (Fig. 3) zum Vergleich herangezogen haben. Wir sehen in Figur 7 wie in Figur 8 einen Kreis mehr oder minder abgerundeter Zellen, die von den übrigen Epidermiszellen verschieden sind. Wie es scheint, ragen in beiden Fällen diese abgerundeten Zellen oft etwas über das Niveau der anderen hinaus.

Endlich wurde noch ein Exemplar von *Mariopteris muricata* behandelt, das bisher noch nicht mazeriert worden ist. Es stammt aus den Hangenden des Jakob-Flözes der konsolidierten Wolfganggrube aus der Oberschlesischen Muldengruppe. Von diesem Exemplar wurde wieder eine völlig einheitliche Oberhaut gewonnen, die ganz der durch Figur 1 wiedergegebenen gleicht. Nach 48-stündiger Behandlung mit Ammoniak und Zerbröckeln des Gesteins, dem die inkohlte Pflanze aufsaß, gelang es aber auch, die untere Blattepidermis zu gewinnen. Sie ist, wie meist, zarter gebaut als die obere. Die Zellenform ist jedoch ganz ähnlich. Von besonderem Interesse ist es, daß sich auf ihr dieselben ovalen Löcher finden wie auf der Epidermis der Rachis. Diese scheinen also in der Tat dort wie hier durch den Fortfall der Stomata entstanden zu sein.

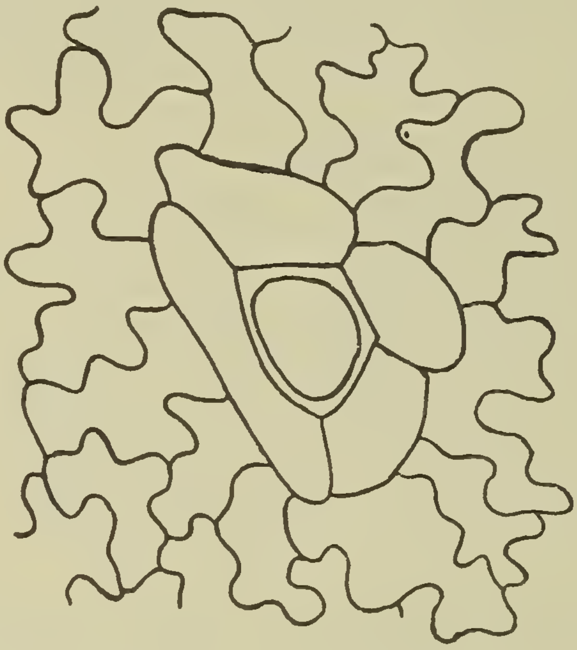


Fig. 8. Wie Fig. 3.

Ein Blättchen von *Mariopteris Dernoncourti,* das auf Toneisenstein lag, löste sich (durch Behandlung mit Wasserstoffsuperoxyd etc., vergl. p. 469) ganz und gar von seinem Untergrund los. Einen Teil dieses Blättchens zeigt Figur 9 (siehe Tafel). Es handelt sich um kein allzu schönes Präparat, aber auch damit muß man — zumal bei so alten inkohlten Resten — oft zufrieden sein. Man erblickt auf der Epidermis eine Anzahl relativ kleiner runder Löcher, wohl auch Ansatzstellen von Haaren. Die Epidermiszellen sind etwas gestreckt.

Weiter sei ein Mikrophotogramm der Epidermis von *Palaeweichselia* abgebildet (siehe Tafel, Fig. 10). Man erkennt ziemlich kleine Spaltöffnungen, die in der üblichen Verteilung zwischen den ebenfalls ziemlich kleinen Epidermiszellen liegen. Die Zeichnung Figur 11 zeigt dies etwas deutlicher. Sie gibt die mit dem Kreuz versehene Partie des Mikrophotogramms wieder. Auf dem Mikrophotogramm erkennt man außerdem deutlich drei Adertracen, von denen sich die mittlere gabelt.

Zum Schluß sei noch erwähnt, daß auch eine Anzahl von Präparaten der Epidermis von *Sphenopteris numularia* hergestellt worden ist, es ist aber keines sehr klar geworden. Die Stomata sind auf dem Präparate hier und da als ovale dunkle Punkte sichtbar. Im übrigen ist das Bild dieser Blattepidermis ähnlich dem der Rachis von *Mariopteris muricata.* Auch von der Rachis dieser *Sphenopteris* wurden einige Präparate gewonnen. Wieder haben wir gestreckte Zellen vor uns, zwischen denen hier und dort runde bis ovale Löcher liegen, die bald größer, bald kleiner sind. Die Präparate von *Sphenopteris* sind gemacht von dem Original zu Gothan, Oberschlesische Steinkohlenflora, Tafel 32, Fig. 2. Auf dieser Figur sieht man deutlich einige der Querriefchen, mit denen die Hauptrachis bedeckt ist. Ähnliche Querriefchen, aber weit deutlicher, zeigen auch die dickeren Rachiden von *Mariopteris muricata* und Verwandten. Von einer solchen hat kürzlich Gothan Epidermispräparate hergestellt (Sitzungsber. d. Gesellsch. Naturf. Freunde. Berlin 1912), um herauszubekommen, ob diese Querriefchen, wie dies gewöhnlich behauptet wird, Trichomansätzen entsprechen, oder ob sie etwa von sklerenchymatischen Gewebepartien innerhalb des Stengels herrühren. Er fand keine Spur von entsprechend großen Trichomansätzen auf der Epidermis; ebensowenig ist dies bei den vorliegenen Präparaten der Fall, sodaß man auch für diese *Sphenopteris* und Verwandte, z. B. auch für *Sphenopteris striata* Goth., mit Bestimmtheit sagen kann, daß die Querriefen von Innenstrukturen des Stengels herrühren. Die Epidermen der dickeren Rachiden unserer *Sphenopteris* wie

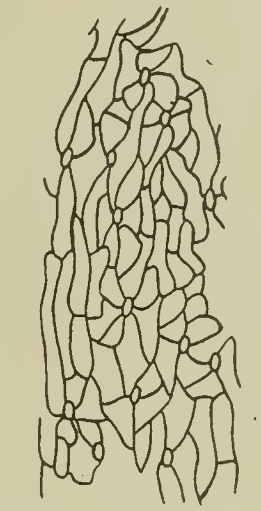


Fig. 11. Genaue Zeichnung des mit × bezeichneten Teiles der Fig. 11.

auch die von *Mariopteris* zeigen ein ganz ähnliches Bild wie die vorn beschriebene Epidermis einer spreitetragenden Nebenrachide von *Mariopteris* (vergl. Tafel, Fig. 4).

3. Vom Wert derartiger Untersuchungen für die Systematik.

Welchen Wert hat es nun, sich der ziemlich langweiligen Arbeit zu unterziehen, Präparate der beschriebenen Art herzustellen?

Es gibt viele Pflanzen, von denen sich bisher immer nur die Trophophyllreste gefunden haben. Von den Sporophyllresten resp. Trophosporophyllresten hat sich niemals etwas gefunden. Da nun für die systematische Einordnung einer Pflanzenart stets in erster Linie ihre Geschlechtsorgane in Frage kommen, so bietet die Unterbringung solcher Trophophyllreste im System ganz besondere Schwierigkeiten. Es sei nur an die *Cycadofilices* erinnert,[1] die man weder zu den echten *Filices* noch zu den echten Gymnospermen stellen kann. Wo wir etwas über die Geschlechtsorgane dieser Pflanzen wissen, ist es nur ganz ungenügend. Aber auch unter denjenigen Gattungen, die man bisher bei den echten *Filices* untergebracht hat, finden sich viele, bei denen man kein einziges Mal einen Trophosporophyllrest gefunden hat. Man hat von ihnen also auch nicht mit absoluter Sicherheit sagen können, ob sie zu den echten *Filices* gehören. Es ist deshalb wiederholt die Meinung ausgesprochen worden, es handle sich in den fraglichen Gattungen vielleicht um typische Gymnospermen, denn andernfalls hätte man doch schon einmal ein Blatt mit Sporangien finden müssen. Die auf besondere Regionen der Pflanze beschränkten Sporophylle einer Gymnosperme könnten sich jedoch leicht von ihrer Mutterpflanze getrennt haben. Es gibt ja übrigens zwei rezente Gymnospermen, *Bowenia spectabilis* und *Stangeria paradoxa*, die den echten *Filices* rein äußerlich völlig gleichen und zuerst für solche angesehen wurden. Dasselbe könnte auch mit den fraglichen fossilen Resten der Fall sein. Da also der Habitus dieser fossilen Pflanzen nichts darüber besagt, wohin sie im System gehören, so ist es naheliegend, einmal nachzuprüfen, ob nicht das mikroskopische Bild ihrer Blattepidermen hierüber einen kleinen Aufschluß gibt. So äußert z. B. Gothan in der vorn zitierten Epidermisarbeit, daß die kräftige Struktur der bisher mazerierten Epidermen auf die Gymnospermen hinweise.

Es ist jedenfalls bemerkenswert, daß die sämtlichen hier und sonst behandelten karbonischen Pflanzenreste schon lange in dem Verdacht stehen, zu den *Cycadofilices*, beziehungsweise zu den Pteridospermen zu gehören. Auch ist für die bedeutend leichter präparierbaren mesozoischen Pflanzen bekannt, daß es hier fast niemals gelingt, Epidermen von echten Farnen zu erhalten, wie dies ausnahmsweise bei *Taumatopteris* (Schenk) und bei *Dicktophyllum* (mündl. Mitteil. v. Gothan) dürftig geglückt ist.

---

[1] Potonié, H., Lehrbuch d. Pflanzenpalaeont. 1899. p. 160.

Figurenerklärung.

Fig. 1 u. 2. Epidermis der Oberhaut eines Blättchens von *Mariopteris muricata*. Halde der Myslowitzgrube, Liegendes des Moritzflözes. Leg. H. P. IV. 89.

Fig. 4. Epidermis der Rachis des unter Figur 1 genannten Exemplars.

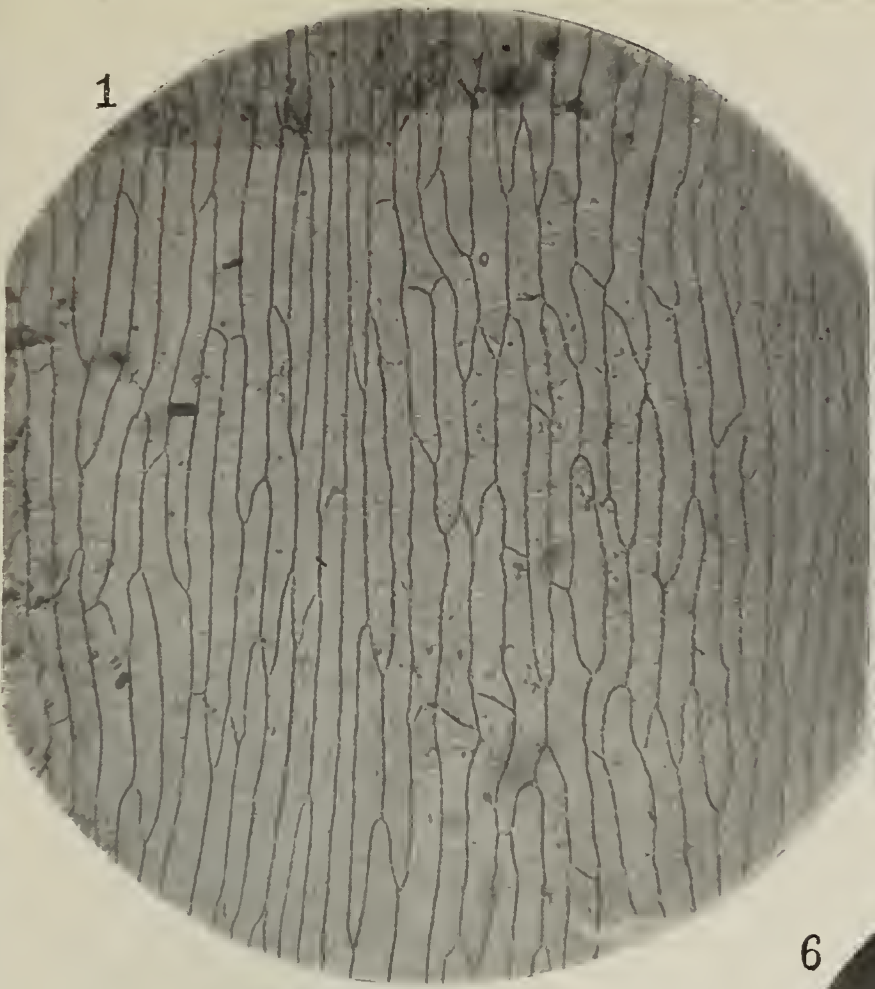
Fig. 6. Zellgruppe der oberen Epidermis eines Blättchens von *Mariopteris muricata*. Niederschlesien, Hangendzug, Johann Baptistagrube b. Schlegel.

Fig. 9. Blattepidermis von *Mariopteris Dernoncourti*.

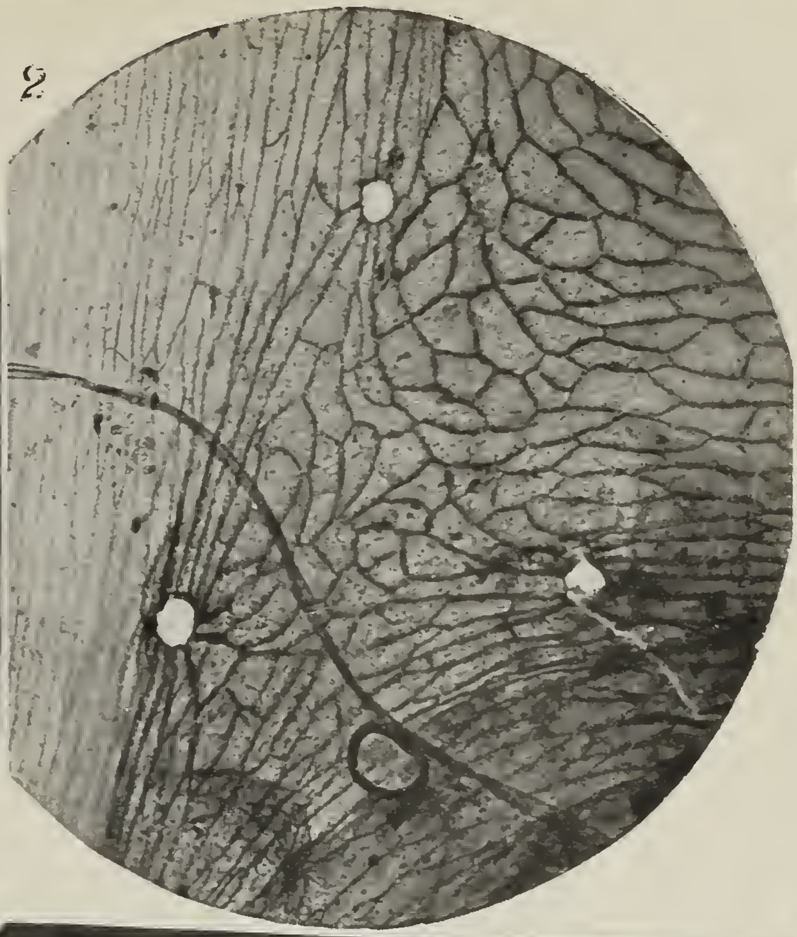
Fig. 10. Blattepidermis von *Palaeoweichselia*. Saarcarbon.

13 NOV. 1915

1

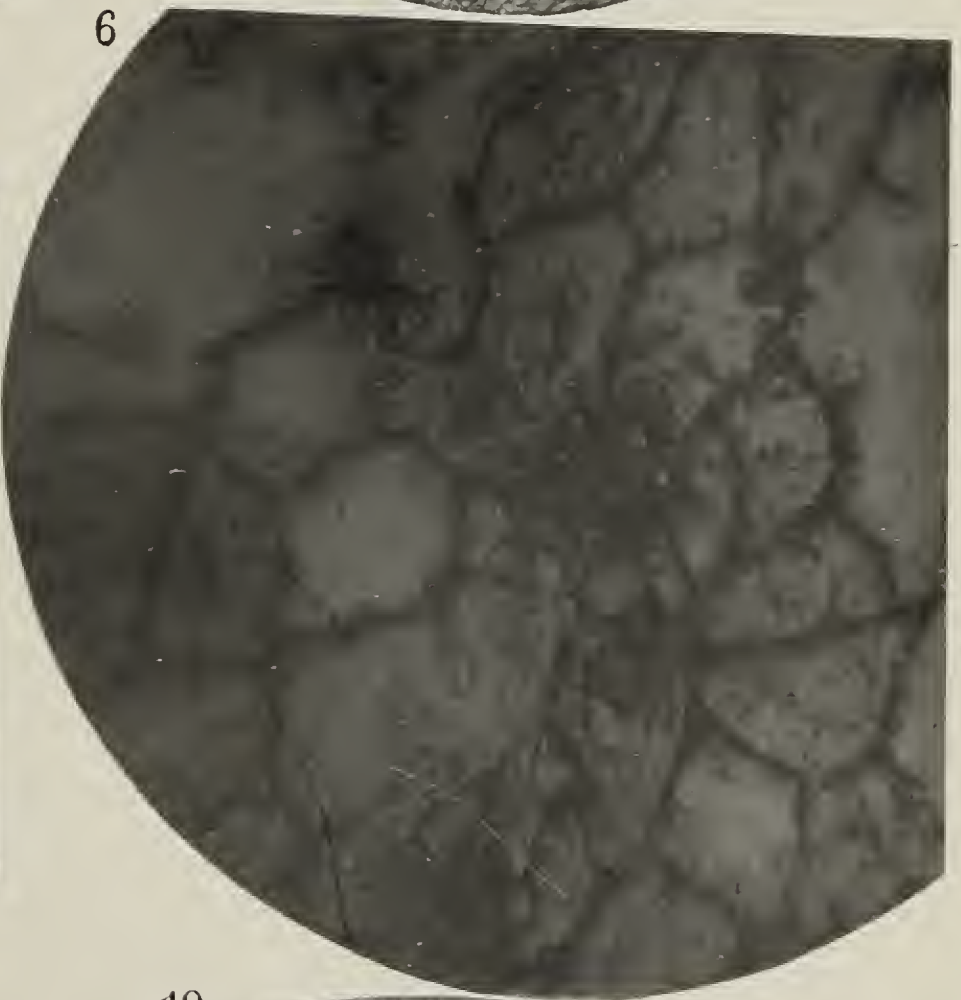


2

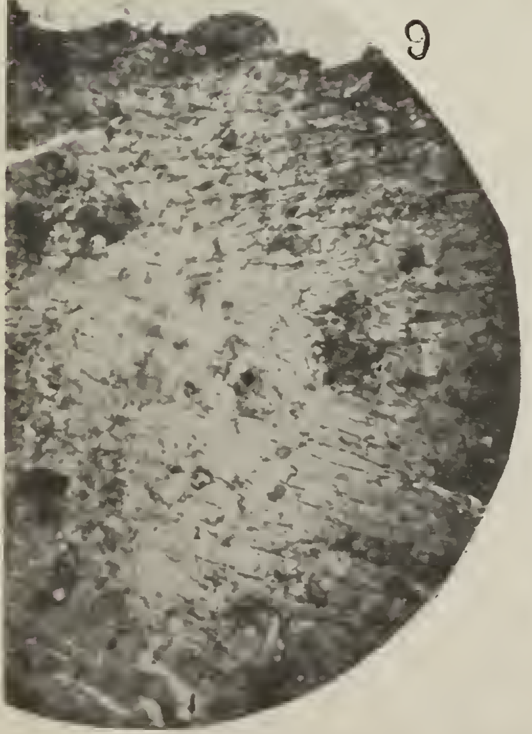


4

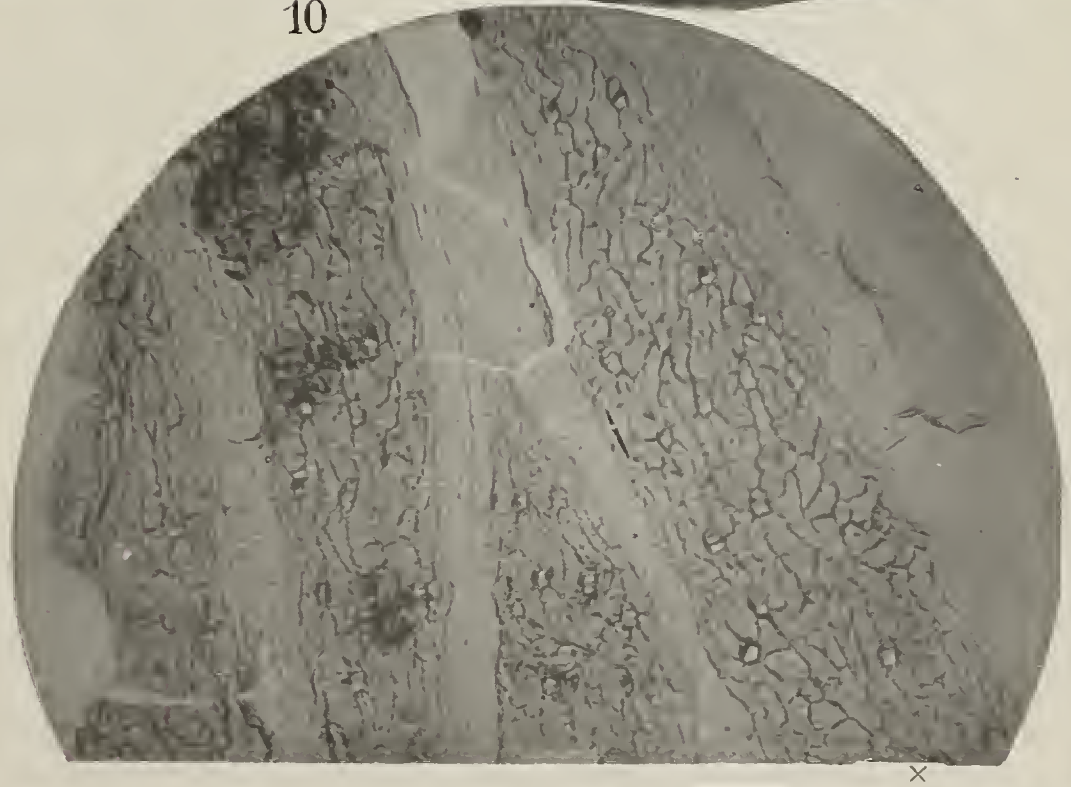
6



9



10



R. Potonié.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.

BRITISH MUSEUM
B D
NATURAL HISTORY

In unserem Verlage erscheint ferner:

HEDWIGIA

Organ
für
Kryptogamenkunde und Phytopathologie
nebst
Repertorium für Literatur.

Redigiert
von
Prof. Dr. Georg Hieronymus in Berlin.

Begründet 1852 durch Dr. Rabenhorst
als »Notizblatt für kryptogamische Studien«.

Erscheint in zwanglosen Heften. — Umfang des Bandes ca. 36 Bogen gr. 8⁰.
Preis des Bandes M. 24.—.

Vielfachen Nachfragen zu begegnen, sei bekannt gegeben, daß komplette Serien der **HEDWIGIA** vorhanden sind.

Bei Abnahme der vollständigen Serie werden 25% Rabatt gewährt.

Die Preise der einzelnen Bände stellen sich wie folgt:

Jahrgang	1852—1857	(Band I)		M. 12.—
„	1858—1863	(„ II)		„ 20.—
„	1864—1867	(„ III—VI)	à	„ 6.—
„	1868	(„ VII)		„ 20.—
„	1869—1872	(„ VIII—XI)	à	„ 6.—
„	1873—1888	(„ XII—XXVII)	à	„ 8.—
„	1889—1891	(„ XXVIII—XXX)	à	„ 30.—
„	1892—1893	(„ XXXI—XXXII)	à	„ 8.—
„	1894—1896	(„ XXXIII—XXXV)	à	„ 12.—
„	1897—1902	(„ XXXVI—XLI)	à	„ 20.—
„	1903	(„ XLII)		„ 24.—
Band XLIII—LVI			à	„ 24.—

DRESDEN-N. Verlagsbuchhandlung C. Heinrich.

1 3